

IMPACTS DE L'HÉTÉROGÉNÉITÉ ENVIRONNEMENTALE SUR LA SÉLECTION
NATURELLE DANS UNE POPULATION D'OISEAUX

par

Carolyn Houle

mémoire présenté au Département de biologie en vue
de l'obtention du grade de maître ès sciences (M.Sc)

FACULTÉ DES SCIENCES
UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE

Sherbrooke, Québec, Canada, décembre 2019

Le 4 décembre 2019

*le jury a accepté le mémoire de Madame Carolyn Houle
dans sa version finale.*

Membres du jury

Professeur Dany Garant
Directeur de recherche
Département de Biologie, Université de Sherbrooke

Professeur Marc Bélisle
Évaluateur interne
Département de Biologie, Université de Sherbrooke

Professeure Fanie Pelletier
Présidente-rapporteur
Département de Biologie, Université de Sherbrooke

SOMMAIRE

La sélection naturelle a largement été étudiée au cours des dernières décennies, ce qui a permis une meilleure compréhension de ses mécanismes d'action ainsi que de ses causes et conséquences. Durant cette période, plusieurs méthodes permettant de quantifier la sélection et ses composantes ont été développées, ce qui a occasionné une effervescence du nombre d'études visant à quantifier ce phénomène pour de multiples traits et chez diverses espèces. Toutefois, alors que de nombreuses études ont réussi à quantifier la sélection linéaire agissant dans des contextes précis, trop peu d'entre elles ont réussi à déterminer l'impact de l'hétérogénéité spatiale sur la sélection linéaire et non linéaire agissant sur les traits des individus issus de populations sauvages. Il est pourtant impératif de ne pas négliger les fluctuations spatiales dans les études de sélection, puisqu'il a été montré que les conditions environnementales peuvent grandement modifier les pressions de sélection, engendrant des coefficients de sélection différents lors d'une exposition à des conditions environnementales diversifiées.

Ainsi, pour ce projet, les fluctuations spatiales linéaires et non linéaires de la sélection naturelle ont été évaluées en fonction de diverses conditions environnementales chez les oisillons de l'Hirondelle bicolore (*Tachycineta bicolor*) âgés de 12 jours. Pour ce faire, la sélection agissant de manière globale sur les traits morphologiques des oisillons (masse corporelle et longueur d'aile) a été mesurée par le calcul de gradients de sélection, ce qui a permis de confirmer que les traits morphologiques des oisillons étaient globalement sous sélection linéaire positive. Ce sont donc les oisillons ayant une masse plus élevée et une aile plus longue qui possèderaient de meilleures chances de survie. Une fois cette information confirmée, les déterminants environnementaux de la survie des oisillons ont été déterminés. Ils se sont avérés être la date, la température des deux derniers jours et depuis l'éclosion, les précipitations depuis l'éclosion, la présence de cours d'eau dans un rayon de 500 m autour des niohirs ainsi que la proportion de cultures extensives dans un rayon de 5 km autour des niohirs. Finalement, l'impact de ces

variables environnementales sur la force et la direction de la sélection agissant sur les traits des oisillons a été déterminé. Les résultats obtenus suggèrent que l'environnement a le potentiel d'influencer la forme et la direction de la sélection naturelle. Notamment, les températures élevées et les précipitations abondantes occasionnaient une sélection linéaire plus forte sur les traits morphologiques des oisillons. L'intensification agricole pouvait également modifier ces pressions de sélection, entraînant une sélection linéaire moins forte dans les milieux à cultures extensives. Finalement, les composantes non linéaires de la sélection naturelle étaient également affectées par les variables climatiques et par la composition du paysage. Ces résultats soulignent l'importance de considérer les conditions environnementales lors d'une étude visant à quantifier la sélection naturelle. Ils indiquent aussi que, tant les composantes linéaires que les composantes non linéaires de la sélection peuvent fluctuer en fonction de l'environnement, ce qui a rarement été montré de manière empirique auparavant. Ces résultats indiquent donc que la réponse évolutive de certains traits chez les espèces pourrait être affectée par les changements environnementaux associés aux activités anthropiques. Ils sont donc particulièrement importants à notre compréhension de l'impact de l'être humain sur les populations naturelles.

Mots clés : Sélection naturelle, Changements environnementaux, Gradients de sélection, Hirondelle bicolore, Sélection spatiale, Traits morphologiques

REMERCIEMENTS

De nombreuses personnes ont contribué, de près ou de loin, à la rédaction de ce mémoire. D’abord, mon directeur de recherche, Dany Garant, qui a su m’apporter une aide précieuse et des conseils judicieux tout au long de ma maîtrise. Dany, merci pour ta patience, ton efficacité, ton écoute et ton support. Merci également pour toutes les opportunités formidables que tu m’as données. Merci aussi à Fanie Pelletier et Marc Bélisle pour leurs conseils ainsi que leur grande implication à long terme au sein de Projet Hirondelle, en plus d’avoir accepté de former mon comité de conseillers. Je tiens également à remercier Audrey Bourret, qui m’a appris énormément, en plus de m’appuyer constamment. Un énorme merci à mes collègues de bureau (#TeamGarant), et plus particulièrement à Philip(pine) qui n’a jamais hésité à me donner un coup de main lorsque j’en avais besoin, en plus d’être une amie en or. Merci également à Vincent (G. Lemieux), collègue et ami, pour tous ces fous rires et pour les bons moments passés ensemble au bureau comme à l’extérieur. Merci à toute ma famille, et particulièrement à mes parents, de m’avoir épaulé tout au long de mes études de toutes les manières possibles et imaginables et de croire en moi. Merci à Samuel (Muscular), mon copain, d’avoir été présent et compréhensif depuis le tout début. Merci pour le support et l’amour que tu m’apportes chaque jour. Merci pour ton implication et pour m’avoir rassurée chaque fois où j’en ai eu besoin (et ce n’est pas peu dire) ! Merci aussi à Mickey pour son support et sa grande sagesse (non!).

Finalement, ce projet n’aurait pas été possible sans la contribution des nombreux fermiers nous donnant accès à leurs terres chaque été pour l’échantillonnage, et sans le travail de nombreux étudiants gradués et stagiaires ayant participé à la collecte des données sur le terrain depuis 2004. De nombreux partenaires financiers sont aussi à remercier, soit le Centre de la Science et de la Biodiversité du Québec, le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada, les Fonds de recherche Nature et technologies du Québec et, bien sûr, l’Université de Sherbrooke.

TABLE DES MATIÈRES

SOMMAIRE	v
REMERCIEMENTS.....	vii
LISTE DES TABLEAUX	xi
LISTE DES FIGURES.....	xiii
CHAPITRE 1 INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
1. 1 Sélection naturelle	1
1.1.1 Description du phénomène	1
1.1.2 Fluctuations de sélection	2
1.1.3 Mesures de sélection.....	8
1.1.4 Connaissances générales chez les oiseaux.....	9
1. 2 Objectifs de recherche	11
1.2.1 Modèle d'étude	12
1.2.2 Connaissances particulières aux oisillons de l'Hirondelle bicolore	13
1.2.3 Hypothèses et prédictions.....	15
1.2.4 Système d'étude.....	15
CHAPITRE 2 EFFETS DE L'HÉTÉROGÉNÉITÉ SPATIALE SUR LA SÉLECTION AGISSANT SUR LES TRAITS MORPHOLOGIQUES DES OISILLONS DE L'HIRONDELLE BICOLORE	18
2.1 Introduction de l'article	18
2.2 Abstract.....	19
2.3 Introduction	20

2.4 Methods	22
2.4.1 Study system and data collection	22
2.4.2 Environmental characterization	23
2.4.3 Statistical analyses	24
2.4.3.1 Global selection analyses.....	24
2.4.3.2 Environmental determinants of nestling survival.....	25
2.4.3.3 Environmental effects on selection.....	26
2.5 Results	27
2.5.1 Global selection	27
2.5.2 Environmental determinants of fledging	28
2.5.3 Individual environmental effects on selection.....	30
2.5.4 Pooled environmental effects on selection	34
2.6 Discussion.....	34
2.6.1 Global selection	35
2.6.2 Weather effects on survival and selection	36
2.6.3 Land cover effects on survival and selection.....	37
2.6.4 Effect of sex and date on survival and selection	39
2.6.5 Pooled environmental effects on selection	40
2.7 General implications and conclusion.....	40
2.8 Acknowledgements	41
2.9 References	42
2.10 Supplementary material.....	51
CHAPITRE 3 DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSION.....	70
3.1 Retour sur les objectifs et résultats	70

3.1.1 Patrons de sélection globaux	71
3.1.2 Effets du sexe et de la date sur la survie et la sélection.....	71
3.1.3 Effets de l'environnement sur la survie et la sélection.....	72
3.2 Limitations du projet et perspectives futures.....	76
3.2.1 Biais potentiels	76
3.2.3 Composantes de la sélection à étudier dans le futur.....	78
3. 3 Conclusion.....	79
BIBLIOGRAPHIE	80

LISTE DES TABLEAUX

Table 2.1	Global selection gradients on morphological traits of 12-days old Tree swallow nestlings.	27
Table 2.2	Final generalized linear mixed model (GLMM) of the environmental determinants of fledging for 12-days old tree swallow nestlings.	29
Table 2.3	Selection gradients on Tree swallow nestling morphological traits according to environmental conditions and date.	31
Table S1.	Pearson correlations between all environmental variables and morphological traits included in the maximal model of the fledging determinants.	51
Table S2.1.	Global selection differentials on morphological traits of 12-days old Tree swallow nestlings.	53
Table S2.2.	Final generalized linear mixed model of the environmental determinants of fledging for 12-days old Tree swallow nestlings when performing univariate analyses.	54
Table S2.3.	Sequential analyses assessment of fluctuation of linear selection differentials on Tree swallow nestling's morphological trait according to environmental conditions and date.	55
Table S2.4.	Linear and non-linear selection differentials on Tree swallow nestling's morphological trait according to environmental conditions and date.	57
Table S3.1.	Sequential analyses assessment of fluctuation of linear selection gradients on tree swallow nestling morphological traits according to environmental conditions and date.	58
Table S3.2.	Sequential analyses assessment of fluctuation of non-linear quadratic and correlational selection gradients on tree swallow nestling morphological trait according to environmental conditions and date.	60

Table S3.3.	Sequential analyses assessment of fluctuation of linear, non-linear quadratic and non-linear correlational selection gradients on Tree swallow nestling's morphological trait according to environmental conditions and date when all environmental variables were analyzed together in the same model.....	62
Table S4.	Selection gradients on Tree swallow nestling's morphological trait according to environmental conditions and date.	65

LISTE DES FIGURES

Figure 1.1	Représentation graphique de la covariance entre la valeur adaptative relative (\hat{W}) et un trait (partie du haut) et du déplacement attendu de la fréquence de ce trait entre générations (partie du bas) lorsqu'il est soumis à une sélection a) directionnelle, b) stabilisatrice ou c) diversifiante.	4
Figure 1.2	Représentation des fluctuations temporelles de la sélection naturelle sur la taille corporelle et la taille et la forme du bec, par des différentiels de sélection standardisés calculés pour chaque individu survivant de l'année x à l'année x+1 chez des Géospizes à bec moyen (<i>G. fortis</i>) et des Géospizes (<i>G. scandens</i>) des cactus.	6
Figure 1.3	Localisation des 40 fermes (pentagones) sur lesquelles des nichoirs sont apposés dans le cadre du projet de suivi de nidification de l'Hirondelle bicolore (sud du Québec, Canada, 2004-2006).	17
Figure 2.1	Global portrait of the selection acting on morphological traits of 12-days old Tree swallow nestlings.....	28
Figure 2.2	Portrait of selection acting on 12 days-old nestling traits in different weather conditions.	32
Figure 2.3	Portrait of selection acting on 12 days-old nestling traits in different landcover conditions.	33
Figure S5.1.	Global portrait of selection acting on morphological traits of 12-days old tree swallow nestlings.	67
Figure S5.2.	Portrait of selection acting on 12 days-old nestling traits in different weather conditions.	68
Figure S5.3.	Portrait of selection acting on 12 days-old nestling traits in different landcover conditions.	69

CHAPITRE 1

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1. 1 Sélection naturelle

1.1.1 Description du phénomène

La sélection naturelle est un concept central en biologie évolutive. Il s'agit du processus par lequel certains phénotypes sont retrouvés plus ou moins fréquemment dans une population, en fonction de la capacité qu'ils procurent aux individus qui les portent à survivre et à transmettre leurs gènes aux générations suivantes (Endler, 1986; Kingsolver et Pfennig, 2007; MacColl, 2011; 2005). C'est un phénomène qui agit directement sur le phénotype des individus au sein d'une seule génération (Lande et Arnold, 1983) et qui est généralement désigné comme la cause principale d'évolution adaptative au sein des populations sauvages (Kingsolver et Pfennig, 2007). Toutefois, la sélection naturelle ne s'observe que si certaines conditions sont remplies : il doit exister une certaine variation dans un ou des trait(s) entre les individus d'une population, et cette variation doit donner un avantage sélectif, en plus d'être héritable (Endler, 1986; Kingsolver et Pfennig, 2007; 2005).

Alors que les premières évocations de la sélection naturelle remontent à plus de 160 ans (Darwin et Wallace, 1858), la majorité des estimations de sélection ont été publiées durant les dernières décennies (Kingsolver et Pfennig, 2007). Effectivement, à l'époque de Darwin, on considérait généralement que la sélection phénotypique était trop faible pour être observée directement dans les populations sauvages (Kingsolver et Pfennig, 2007; Kingsolver *et al.*, 2012). Cette croyance a perduré durant plus d'un siècle avant de changer drastiquement entre la fin du 20^e et le début

du 21^e siècle, avec l'avènement de nouvelles méthodes de détection et de quantification de la sélection (Lande et Arnold, 1983; Kingsolver *et al.*, 2012). Suite à ces innovations, des milliers d'estimés de sélection concernant des espèces, des populations et des traits phénotypiques différents ont été publiés (Endler, 1986; Kingsolver *et al.*, 2001, 2012; Siepielski *et al.*, 2009). Cette effervescence de l'étude de la sélection naturelle a mené à l'identification de deux composantes de cette dernière, soit son ampleur, qui représente la force avec laquelle un phénotype est sélectionné, et sa direction, qui correspond à la forme du phénotype sélectionné. Par exemple, pour un trait morphologique tel que la masse d'un animal, l'ampleur correspondrait à la quantification de l'avantage que procure une valeur de masse par rapport à une autre. La direction de sélection, elle, correspondrait à la valeur de la masse qui serait sélectionnée plutôt qu'une autre. Par exemple, les masses élevées pourraient être sélectionnées dans une population si elles favorisent la survie des individus alors que dans d'autres conditions, la direction de sélection pourrait s'inverser, et résulter en une survie préférentielle des individus ayant une masse plus légère (voir Grant et Grant (2002), Bell (2010) et Millet *et al.* (2015) pour d'autres exemples).

1.1.2 Fluctuations de sélection

Plusieurs études ont montré que la direction et l'ampleur de la sélection peuvent varier dans le temps, ainsi que dans l'espace (Baldwin, 1896; Bell, 2010; Garant *et al.*, 2007; Grant et Grant, 2002; Hayward *et al.*, 2018; Siepielski *et al.*, 2009, 2013). Comme ces composantes de sélection varient, on observe parfois un changement des fréquences alléliques entre les générations d'une population, favorisant certains phénotypes plutôt que d'autres, ce qui correspond au mécanisme d'adaptation (Danchin *et al.*, 2005). Lorsque ces adaptations concernent des traits quantitatifs (c.-à-d. traits présentant des variations continues, qui peuvent être influencés par plusieurs gènes et par l'environnement), elles peuvent être issues de trois modes de sélection, soit la sélection linéaire directionnelle, la sélection non linéaire stabilisatrice et la sélection non linéaire diversifiante (Lande et Arnold, 1983; Brodie *et al.*, 1995; Kingsolver et Pfennig, 2007; voir

Figure 1.1). Lorsqu'un trait est soumis à la sélection directionnelle, un seul phénotype extrême est favorisé, et la variation dans ce trait au sein d'une population est donc réduite (Brodie *et al.*, 1995; Kingsolver et Pfennig, 2007). Ainsi, la relation entre le trait et la valeur adaptative de l'individu est linéaire : si la relation est positive, un trait plus grand occasionnera une meilleure valeur adaptative, tandis que si la relation est négative, un trait plus grand engendrera une moins bonne valeur adaptative (Brodie *et al.*, 1995; Kingsolver et Pfennig, 2007). De son côté, la sélection stabilisatrice favorise les phénotypes intermédiaires. Il s'agit donc d'une relation non linéaire. Ce mode de sélection n'affecte généralement pas la valeur moyenne d'un trait dans une population, mais a tendance à en réduire la variation (Brodie *et al.*, 1995; Kingsolver et Pfennig, 2007). Finalement, la sélection diversifiante est aussi non linéaire, et favorise les phénotypes extrêmes. Elle n'affecte généralement pas la valeur moyenne d'un trait, mais elle en augmente la variation (Brodie *et al.*, 1995; Kingsolver et Pfennig, 2007).

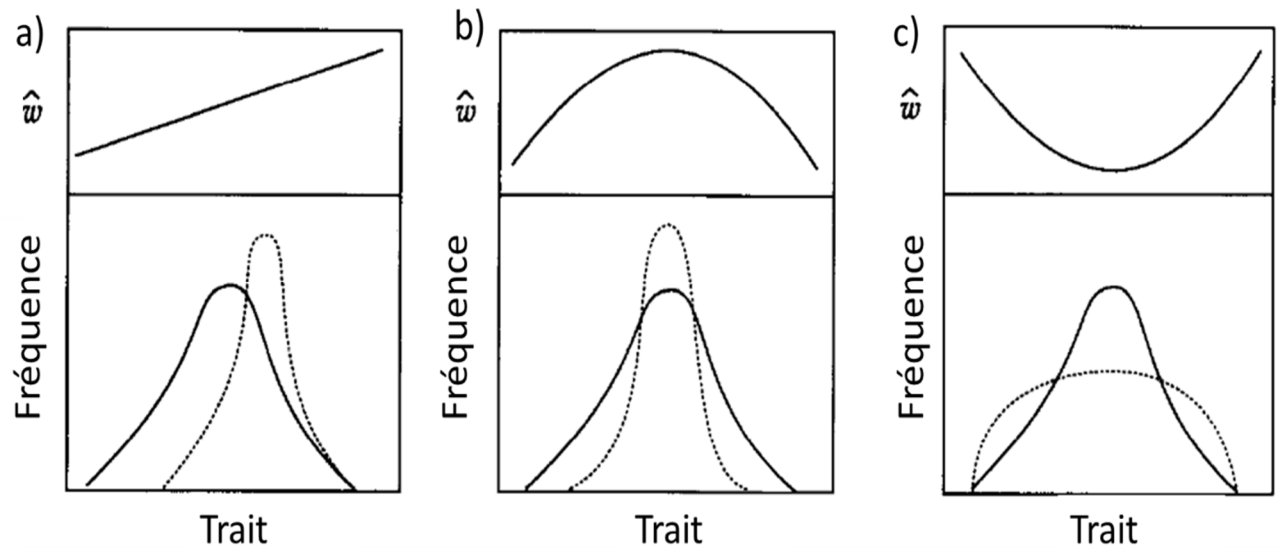


Figure 1.1 Représentation graphique de la covariance entre la valeur adaptative relative (\hat{w}) et un trait (partie du haut) et du déplacement attendu de la fréquence de ce trait entre générations (partie du bas) lorsqu'il est soumis à une sélection a) directionnelle, b) stabilisatrice ou c) diversifiante.

Pour la partie du bas, la ligne pleine correspond à la distribution du trait avant la sélection, tandis que la ligne pointillée correspond à sa distribution après sélection. Modifiée de Brodie et al. (1995).

Indépendamment du mode de sélection, l'élimination sélective des individus présentant une faible valeur adaptative a le potentiel d'engendrer l'évolution d'une population, en fonction d'un agent de sélection (Kingsolver et Pfennig, 2007). Ce dernier correspond à un élément de l'environnement biotique ou abiotique qui a la capacité de modifier la covariance entre le phénotype et la valeur adaptative d'un individu (Kingsolver et Pfennig, 2007; MacColl, 2011). Par exemple, la covariance entre la forme du bec d'un oiseau et sa survie pourrait être issue de la disponibilité d'un certain type de nourriture nécessitant une forme de bec particulière pour l'exploiter. Les oiseaux présentant cette forme de bec seraient favorisés lorsque cette nourriture est disponible, ce qui en ferait un agent sélectif important (MacColl, 2011). Par contre, la

covariance entre la forme du bec et la survie de l'oiseau pourrait être inversée complètement si la disponibilité de ce type de nourriture venait à changer (Gibbs et Grant, 1987; MacColl, 2011). Ce phénomène est particulièrement bien documenté chez les pinsons de Darwin (Gibbs et Grant, 1987; Grant et Grant, 1995, 2002). Par exemple, des fluctuations de la taille corporelle ainsi que de la taille et la forme du bec du Géospize à bec moyen (*Geospiza fortis*) et du Géospize des cactus (*Geospiza scandens*) ont été rapportées par Grant et Grant (1995) lorsque les conditions environnementales fluctuaient entre les années (Figure 1.2). Ainsi, la sélection naturelle est un phénomène qui fluctue constamment en fonction de divers paramètres et, au fil du temps, des changements phénotypiques associés aux fluctuations temporelles de la sélection naturelle peuvent être observés au sein des populations (Grant et Grant, 1995; Siepielski *et al.*, 2009).

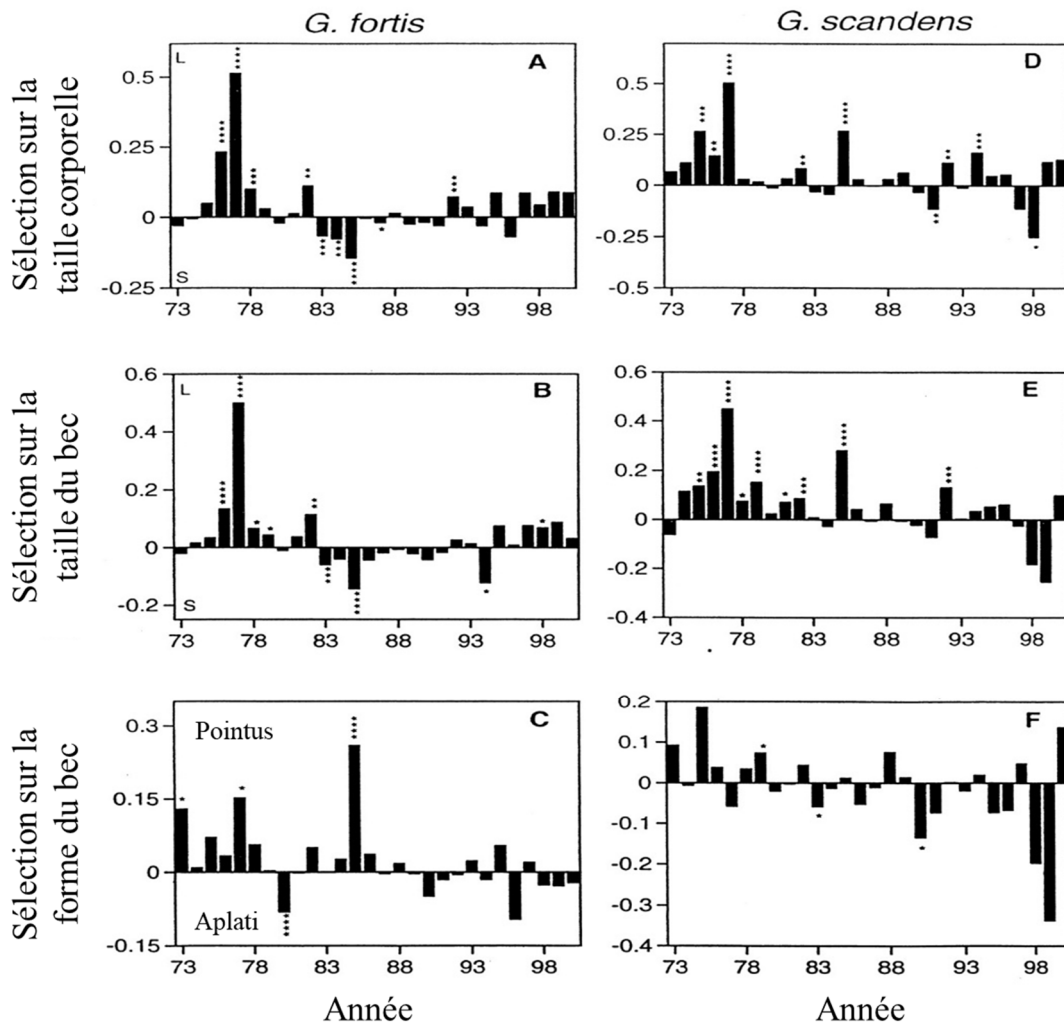


Figure 1.2 Représentation des fluctuations temporelles de la sélection naturelle sur la taille corporelle et la taille et la forme du bec, par des différentiels de sélection standardisés calculés pour chaque individu survivant de l'année x à l'année $x+1$ chez des Géospizes à bec moyen (*G. fortis*) et des Géospizes (*G. scandens*) des cactus.

Les valeurs positives correspondent à une sélection favorisant les becs plus larges ou pointus; L, large; S, petit. Modifiée de Grant et Grant (1995).

En plus des pressions de sélection qui fluctuent au travers du temps, la variation dans les traits qu'on observe au sein des différents individus ou des différentes populations d'une espèce peut être due à des pressions de sélection variant au niveau spatial (Schluter, 2001, 2009; Siepielski *et al.*, 2013). Dans ce cas, la diversité des conditions environnementales est à l'origine des fluctuations de sélection. Les variations environnementales peuvent donc mener au développement d'adaptations locales, lorsque la force ou la direction de la sélection sur un ou plusieurs allèles diffèrent entre les divers environnements (Lenormand, 2002). Par exemple, de fortes variations climatiques dans certains habitats pourraient favoriser certains phénotypes, qui ne seraient pas avantageux sous d'autres conditions, en modifiant les pressions de sélection qui agissent sur les traits des individus (Michel *et al.*, 2017; Price *et al.*, 2003; Siepielski *et al.*, 2017). Les fluctuations de l'environnement dans l'espace sont donc une composante majeure sous-jacente à la sélection naturelle (Siepielski *et al.*, 2013). Toutefois, alors que plusieurs études appuient le fait que les fluctuations environnementales puissent modifier les patrons de sélection, peu sont parvenues à quantifier ces effets et à identifier les différents facteurs environnementaux responsables de ces changements (Caruso *et al.*, 2017; Siepielski *et al.*, 2017).

Afin de bien saisir l'effet de l'environnement sur la sélection agissant sur les individus d'une population, il est important de considérer de nombreux paramètres environnementaux ainsi que de comprendre leurs interactions entre eux ainsi qu'avec les organismes (Endler, 1986; Siepielski *et al.*, 2013; Wade et Kalisz, 1989). Le climat, par exemple, peut influencer la sélection naturelle de plusieurs façons et par plusieurs de ses composantes (températures, vents, précipitations, etc.). Une étude récente a d'ailleurs montré que les précipitations jouent un rôle crucial dans la variation de la sélection qui agit sur les espèces dans la plupart des biomes terrestres (Siepielski *et al.*, 2017). Cette étude suggère également que les variations climatiques ont un impact sur la sélection, tant à une échelle locale, que globale. D'autres composantes de l'environnement n'étant pas reliées au climat peuvent aussi influencer la force et la direction de la sélection. C'est le cas, entre autres, des variables décrivant des aspects du paysage, tel que le degré de perturbation de l'habitat (Alberti, 2015). Par exemple, il a été montré que chez certaines

espèces aviaires, on observe une augmentation du taux de prédation des nids associée à une diminution du couvert forestier (Robinson *et al.*, 1995; Sandström, 1991). Cela pourrait donc avoir un impact sur la survie de ces oiseaux, qui pourrait mener à des fluctuations de sélection. De même, l'urbanisation pourrait influencer la sélection agissant sur les traits de certains oiseaux, puisqu'il a été montré que cette variable peut grandement affecter de nombreux paramètres tels que la date de ponte, la taille de couvée, la masse des oisillons ainsi que la productivité d'un nid (Adalsteinsson *et al.*, 2018; Chamberlain *et al.*, 2009). Finalement, en plus du temps et de l'environnement, d'autres facteurs peuvent influencer l'ampleur et la direction de la sélection agissant sur les traits des organismes. C'est le cas, entre autres, du sexe des individus puisque chez certaines espèces, le sexe des rejetons influencerait leur survie, ce qui pourrait également impliquer des pressions de sélection variables entre les sexes (Clutton-Brock, 1986; Wells, 2000).

1.1.3 Mesures de sélection

Diverses méthodes ont été développées afin de mesurer la sélection agissant sur un ou plusieurs traits (Brodie *et al.*, 1995; Kingsolver *et al.*, 2012; Lande et Arnold, 1983). D'abord, les différentiels de sélection permettent de mesurer la sélection totale (directe et indirecte) sur un trait, via une régression univariée de la valeur adaptative relative des individus en fonction de l'un de leurs traits (Kingsolver *et al.*, 2012). Les gradients de sélection, pour leur part, permettent de tenir compte de multiples combinaisons de traits et, par le fait même, de dissocier les effets directs et indirects de la sélection en contrôlant statistiquement pour les effets indirects associés aux corrélations entre les traits (Kingsolver *et al.*, 2012; Lande et Arnold, 1983). Ces derniers présentent donc un portrait plus précis de la sélection agissant sur les traits d'un individu. En plus de permettre une quantification de la sélection univariée et/ou multivariée, les différentiels et gradients de sélection permettent de quantifier la sélection de manière linéaire ou non linéaire. Dans le premier cas, les coefficients décrivent la sélection agissant sur la valeur moyenne des traits (Brodie *et al.*, 1995; Lande et Arnold, 1983). Dans le second cas, il existe deux types de

coefficients de sélection différents qui, ensemble, permettent de représenter la courbure d'une surface de sélection : es coefficients non linéaires quadratiques, qui représentent l'effet de la sélection sur la variance d'un caractère, et qui résultent en un patron de sélection stabilisateur (concave) ou diversifiant (convexe), et les coefficients non linéaires corrélationnels qui décrivent la sélection directe non linéaire sur une combinaison de traits (voir Brodie *et al.* (1995) pour plus de détails).

Alors que de nombreuses études rapportent des coefficients de sélection linéaire, un nombre bien moins important présente également des coefficients non linéaires, en partie car ce type d'analyses nécessite de grandes tailles d'échantillons (Conner, 2001; Hersch et Phillips, 2004). Pourtant, l'omission des composantes non linéaires de sélection correspond à une simplification des patrons de sélection et, dans bien des cas, peut mener à une interprétation erronée des forces évolutives agissant sur une espèce (Charmantier *et al.*, 2006; Garant *et al.*, 2007; Phillips et Arnold, 1989). De plus, un nombre important d'études ont montré qu'il est impératif de tenir compte des composantes non linéaires de sélection et de leur variation en fonction des conditions environnementales afin de bien comprendre le potentiel évolutif d'une espèce (Blows et Brooks, 2003; Brodie *et al.*, 1995; Chevin *et al.*, 2010; Kingsolver et Pfennig, 2007).

1.1.4 Connaissances générales chez les oiseaux

De nombreuses études concernant la sélection naturelle ont été réalisées chez les oiseaux (Bourret *et al.*, 2017; Charmantier *et al.*, 2006; Garant *et al.*, 2007; Grant and Grant, 1995; Koehn *et al.*, 2016; Millet *et al.*, 2015; Sheldon *et al.*, 2007). Chez les espèces nidicoles, le suivi des oisillons au nid est particulièrement intéressant, car les pressions de sélection peuvent y être importantes, en plus de grandement fluctuer en l'espace d'à peine quelques jours (Bourret *et al.*, 2017). Il s'agit également d'une période où la survie et la croissance des oisillons peuvent varier en fonction de leur âge, mais aussi des conditions dans lesquelles ils grandissent (Arbeiter *et al.*,

2016; Bourret *et al.*, 2017; McCarty, 2001). Chez plusieurs de ces espèces, on retrouve des patrons d'association communs entre des caractéristiques individuelles des oisillons et leur survie. Par exemple, la masse des oisillons serait généralement corrélée de façon positive à leur survie (Magrath, 1991; Tinbergen et Boerlijst, 1990). Aussi, la longueur d'aile d'un oisillon est habituellement représentative de sa taille, et donc de son taux de croissance (Amadon, 1943; Morrison *et al.*, 2009). Ainsi, un oisillon ayant une aile plus courte que ses congénères du même âge présenterait un taux de croissance inférieur à ces derniers, ce qui pourrait être un signe de malnutrition, par exemple. Il est donc raisonnable d'assumer que ce trait morphologique pourrait être corrélé positivement à la survie des oisillons. Pour ce qui est du sexe des oisillons, chez plusieurs espèces aviaires, la survie différentielle entre les oisillons de sexe opposé est associée à une différence en besoins nutritionnels entre les genres (Slagsvold *et al.*, 1986; Teather et Weatherhead, 1989). Cette différence est souvent issue d'un dimorphisme entre les sexes, le plus gros étant généralement le plus demandant en ressources alimentaires, et donc, le plus susceptible à une pénurie de ces ressources. Chez plusieurs espèces, les oisillons mâles sont plus gros et nécessitent un plus grand investissement énergétique de la part des parents durant la période de soins parentaux que les femelles (Slagsvold *et al.*, 1986). Les mâles ont donc tendance à subir plus de mortalité, et ce, particulièrement durant les années où les conditions environnementales sont moins bonnes (Slagsvold *et al.*, 1986; Teather et Weatherhead, 1989).

Certaines conditions environnementales semblent aussi avoir un effet sur la sélection pour un ensemble d'espèces différentes. Par exemple, de manière générale, en diminuant la valeur adaptative des individus d'une population, les mauvaises conditions environnementales occasionnent une sélection plus forte pouvant mener à une modification de la valeur moyenne de leurs traits (Grant et Grant, 1995; Hayward *et al.*, 2018; Hoffmann et Hercus, 2000; Price *et al.*, 1984; Wood et Brodie, 2016). Aussi, tel que montré par Caruso *et al.* (2017), les fluctuations de sélection sont généralement causées par des variables environnementales ayant un effet majeur sur la valeur adaptative moyenne des individus puisqu'elles sont associées à une plus grande opportunité de sélection. Par exemple, chez les oiseaux, les températures froides et les précipitations abondantes sont généralement associées à une survie moindre des oisillons (Cox

et al., 2019; Dinsmore *et al.*, 2002; Griebel et Dawson, 2018; McCarty, 2001; Winkler *et al.*, 2013). De même, les perturbations anthropiques telles que l'agriculture intensive sont souvent décrites comme ayant un impact négatif sur la survie des oisillons (Freemark et Kirk, 2001; Ghilain et Bélisle, 2008; Porlier *et al.*, 2009; Stanton *et al.*, 2018). D'autres variables environnementales, comme l'urbanisation, peuvent aussi affecter la survie des oisillons, mais ces effets auront tendance à être plus dépendants du contexte et de l'espèce étudiée (Adalsteinsson *et al.*, 2018; Chamberlain *et al.*, 2009; Ryder *et al.*, 2010).

1. 2 Objectifs de recherche

L'objectif du présent projet était d'évaluer les fluctuations spatiales en force et en direction de la sélection naturelle agissant sur les oisillons de l'Hirondelle bicolore (*Tachycineta bicolor*). Plus précisément, il visait à déterminer les effets de l'environnement sur la sélection qui agit sur la masse et la longueur d'aile des oisillons. Une étude précédente chez cette espèce a montré que la sélection linéaire agissant sur les traits des oisillons était généralement positive, mais qu'elle pouvait fluctuer en force et en direction en fonction du trait étudié et du stade de vie des individus (Bourret *et al.* 2017). Cette étude a également montré que la sélection agissant sur les oisillons de 12 jours était particulièrement importante, et que les patrons de sélection non linéaires pouvaient aussi être affectés par le stade de vie des individus, suggérant des pressions de sélection variantes au fil de leur vie. Toutefois, bien que l'étude de Bourret *et al.* (2017) ait permis l'acquisition de connaissances importantes sur la sélection naturelle agissant dans notre système d'étude, elle n'a pas considéré les fluctuations spatiales de la sélection naturelle. En considérant ces dernières, notre étude a donc permis d'obtenir un meilleur portrait des mécanismes d'actions de la sélection dans une population sauvage soumise à de multiples fluctuations environnementales.

1.2.1 Modèle d'étude

L'Hirondelle bicolore est une espèce de passereau socialement monogame qui niche généralement dans des cavités naturelles (Stapleton *et al.*, 2007; Whittingham *et al.*, 2006). C'est une espèce migratrice qui passe l'hiver en Amérique centrale et au sud des États-Unis, et qui passe l'été en Amérique du Nord, où a lieu sa nidification (Butler, 1988; Knight *et al.*, 2018). Son utilisation fréquente de cavités artificielles en fait une espèce facile à suivre et à étudier durant sa période de nidification (Jones, 2003; Winkler *et al.*, 2013). De plus, elle est facilement manipulable et identifiable, en plus d'être résistante et peu affectée par les manipulations fréquentes (Jones, 2003). Chez cet oiseau, la nidification débute généralement vers la fin du mois d'avril, et les œufs, pondus à raison d'un par jour, sont incubés durant près de deux semaines (Whittingham *et al.*, 2005, 2007). Les oisillons s'envolent généralement une vingtaine de jours suite à leur éclosion (Whittingham *et al.*, 2005, 2007). Habituellement, une femelle hirondelle donne naissance à 5 jeunes dans une nichée, et elle ne pond qu'une seule couvée par année (Lessard *et al.*, 2014). Comme pour la plupart des insectivores aériens, les populations d'Hirondelles bicolores subissent un déclin, qui est particulièrement important dans le nord-est de leur distribution (Michel *et al.*, 2016; Nebel *et al.*, 2010; Sauer *et al.*, 2013; Shutler *et al.*, 2012). Parmi les causes possibles de ce déclin se retrouvent les activités anthropiques associées à l'intensification agricole. Effectivement, plusieurs études ont déjà souligné l'importance de l'impact qu'a l'intensité agricole sur différents aspects de la vie et de la reproduction des hirondelles. Par exemple, il a été montré que la disponibilité en proies, les comportements d'alimentation ainsi que le succès d'envol des oisillons peuvent être affectés par ce phénomène (Ghilain and Bélisle, 2008; Rioux Paquette *et al.*, 2013; Stanton *et al.*, 2017). Stanton *et al.* (2016) ont également montré que le statut oxydatif des hirondelles pourrait être affecté par l'agriculture. D'un autre côté, Michelson *et al.* (2018) ne sont pas parvenus à montrer de différence dans la diète des hirondelles en fonction du type de milieux agricole dans lequel elles se retrouvent. Ainsi, il est pertinent d'étudier l'impact des variations environnementales telles que celles associées à l'agriculture afin de mieux comprendre l'impact de certaines activités anthropiques chez cette espèce.

1.2.2 Connaissances particulières aux oisillons de l'Hirondelle bicolore

Il a été montré que le climat peut avoir un grand impact sur la survie des oisillons d'Hirondelles bicolores (Dakin *et al.*, 2016; McCarty, 2001; McCarty et Winkler, 1999). Par exemple, Winkler *et al.* (2013) suggèrent qu'une période de froid affecterait grandement le taux de survie des oisillons en diminuant l'abondance d'insectes disponibles dans la colonne d'air, rendant ainsi les oisillons vulnérables à la faim, en plus d'avoir un impact sur leur croissance. En effet, selon ces auteurs, les Hirondelles bicolores seraient dépendantes d'une densité d'insectes constamment élevée. Cette hypothèse serait appuyée par le fait que, dans leur étude, le taux de mortalité des oisillons augmentait drastiquement dès que la température descendait sous 18,5 °C, température correspondant à l'abondance maximale d'insectes, et sous laquelle le nombre de proies disponibles pour les hirondelles chutait également rapidement. Les précipitations abondantes auraient également un effet négatif sur la survie des oisillons (Chapman, 1935; Cox *et al.*, 2019). Cet effet pourrait être issu du fait que les précipitations tendent aussi à diminuer la quantité d'insectes disponibles dans la colonne d'air, ce qui augmenterait le temps de chasse des parents, et limiterait donc l'accès à la nourriture aux oisillons (Chapman, 1935; McClure, 1938). Même si ce phénomène est peu documenté chez l'Hirondelle bicolore, de nombreuses études réalisées chez des insectivores aériens suggèrent que les phénomènes climatiques menant à une diminution du nombre de proies disponibles ont typiquement des effets négatifs sur la survie des oisillons (Arbeiter *et al.*, 2016; Bryant, 1975; Griebel et Dawson, 2018).

Stanton *et al.* (2018) ont montré que de nombreuses espèces d'oiseaux semblent grandement affectés par l'intensification agricole puisqu'elle engendre, entre autres, des expositions aux pesticides, des pertes d'habitats naturels ainsi que de nombreux problèmes associés à la coupe des cultures et à leur récolte. D'ailleurs, plusieurs espèces aviaires présentent un déclin de leurs populations coïncidents avec une période d'intensification agricole rapide. Chez les insectivores aériens, groupe auquel l'Hirondelle bicolore appartient, le déclin moyen des populations entre

1966 et 2013 était de 39.5%. À plus fine échelle, le degré d'intensification agricole sur un site de nidification pourrait aussi affecter la survie des oisillons de l'Hirondelle bicolore (Freemark et Kirk, 2001; Ghilain et Bélisle, 2008; Porlier *et al.*, 2009). Par exemple, les oisillons issus de milieux à cultures intensives ont généralement un taux de survie plus faible que ceux issus de milieux à cultures extensives (Ghilain et Bélisle, 2008). Ghilain et Bélisle (2008) ont aussi montré que l'influence des cultures extensives sur la survie des oisillons s'étend dans un rayon de 5 km autour du nichoir, après quoi l'effet du type de culture sur la survie des oisillons semble atteindre un plateau. Ainsi, le type d'agriculture (intensif ou extensif) sur lequel le nichoir contenant la couvée se retrouve pourrait affecter la force de sélection agissant sur les traits des oisillons, puisqu'il affecte, entre autres, l'abondance et la diversité de proies qu'on y retrouve (Ghilain et Bélisle, 2008; Rioux Paquette *et al.*, 2013).

En plus des facteurs environnementaux, le sexe des oisillons pourrait également influencer leur probabilité de survie. Toutefois, bien que les Hirondelles bicolores présentent un dimorphisme où les mâles sont environ 4 % plus gros que les femelles à l'âge adulte, il n'a pas été clairement établi que cette différence entre les sexes est suffisante pour créer une différence dans la quantité de ressources qui leur est nécessaire lorsqu'ils sont encore des oisillons (Hainstock *et al.*, 2010; Whittingham *et al.*, 2005). De plus, des études ont tenté de montrer que les oisillons mâles de cette espèce seraient plus à risque d'être sous-alimentés que les femelles étant donné ce dimorphisme, mais sans succès (Whittingham *et al.*, 2003, 2007). Ainsi, il est peu probable qu'une différence en termes d'alimentation engendre une mortalité différentielle entre les sexes. Par contre, une étude où de mauvais environnements ont été simulés en y réduisant l'approvisionnement maternel suggère que les oisillons femelles seraient plus vulnérables aux mauvais environnements que les mâles, mais seulement dans les six premiers jours après leur éclosion (Hogle et Burness, 2014). Ainsi, dans de mauvais environnements, elles auraient tendance à avoir une masse plus faible associée à un plus faible taux de croissance. Il y aurait donc une influence de l'environnement sur les chances de survie des oisillons en fonction du sexe de ces derniers, mais seulement durant une courte période suivant l'éclosion.

1.2.3 Hypothèses et prédictions

En me basant sur ce qui a été mentionné ci-haut, je m'attendais à être en mesure d'observer l'impact de diverses conditions environnementales sur la force et la direction de la sélection agissant sur les oisillons d'Hirondelles bicolores. Je m'attendais d'abord à ce que, dans les cas où la sélection serait observable, ce serait les phénotypes les plus grands qui seraient favorisés, puisqu'ils sont généralement corrélés à une meilleure survie des oisillons. Je m'attendais également à ce que, dans les milieux présentant de mauvaises conditions environnementales, la sélection sur les traits des oisillons soit plus forte que dans les bons environnements. Ainsi, les mauvaises conditions climatiques, telles que le froid et les précipitations abondantes devraient favoriser une plus forte sélection pour de grands traits morphologiques. Je m'attendais aussi à ce que plus les cultures soient extensives, moins elles soient associées à de fortes pressions de sélection. Cependant, pour ce qui est des autres composantes du paysage (urbanisation, couvert forestier, présence d'eau et de tourbières), il m'était plus difficile d'émettre des hypothèses quant à leurs effets, puisque la littérature à ce sujet est rare et que les effets attendus sont moins intuitifs que ceux mentionnés précédemment. Je m'attendais finalement à ce que les mâles soient légèrement défavorisés par rapport aux femelles en termes de survie et que la sélection agisse plus fortement chez ces derniers puisque c'est généralement ce qu'on observe chez les passereaux. Cette relation n'a toutefois pas été montrée chez l'Hirondelle bicolore, où peu d'études ont tenté d'établir les différences en termes de sélection naturelle entre les oisillons mâles et femelles.

1.2.4 Système d'étude

Les données utilisées dans le cadre de ce projet proviennent d'un système d'étude comportant 40 fermes situées en Estrie et en Montérégie et réparties sur une zone de 10 200 km². Le système d'étude présente un gradient agricole s'intensifiant d'est en ouest. Ainsi, on retrouve

principalement à l'est de petites fermes familiales présentant des cultures diversifiées, des prés et des pâturages. À l'ouest, les fermes sont caractérisées par des monocultures où de fortes doses de pesticides et d'engrais chimiques sont utilisées (Bélanger and Grenier, 2002; Jobin *et al.*, 2003; Ghilain et Bélisle, 2008). De plus, on retrouve un couvert forestier moindre dans l'ouest, et ce dernier y est plus fragmenté (Figure 1.3). Sauf exception, chaque ferme présente 10 nichoirs apposés en bordure des parcelles agricoles et espacés par une cinquantaine de mètres. Pour une description détaillée de la zone d'étude, voir (Ghilain et Bélisle, 2008). Chacun des nichoirs est visité tous les deux jours durant la période de nidification des hirondelles (avril à juillet), et ce, depuis 2004. Cependant, les données les plus anciennes utilisées pour le présent projet sont celles de 2007, puisqu'avant cette année, le suivi des oisillons n'était pas fait de façon aussi régulière et systématique. L'étude a donc été réalisée à partir de 11 années de données, soit les saisons de nidification de 2007 à 2017, ce qui a permis d'inclure près 7000 oisillons aux analyses.

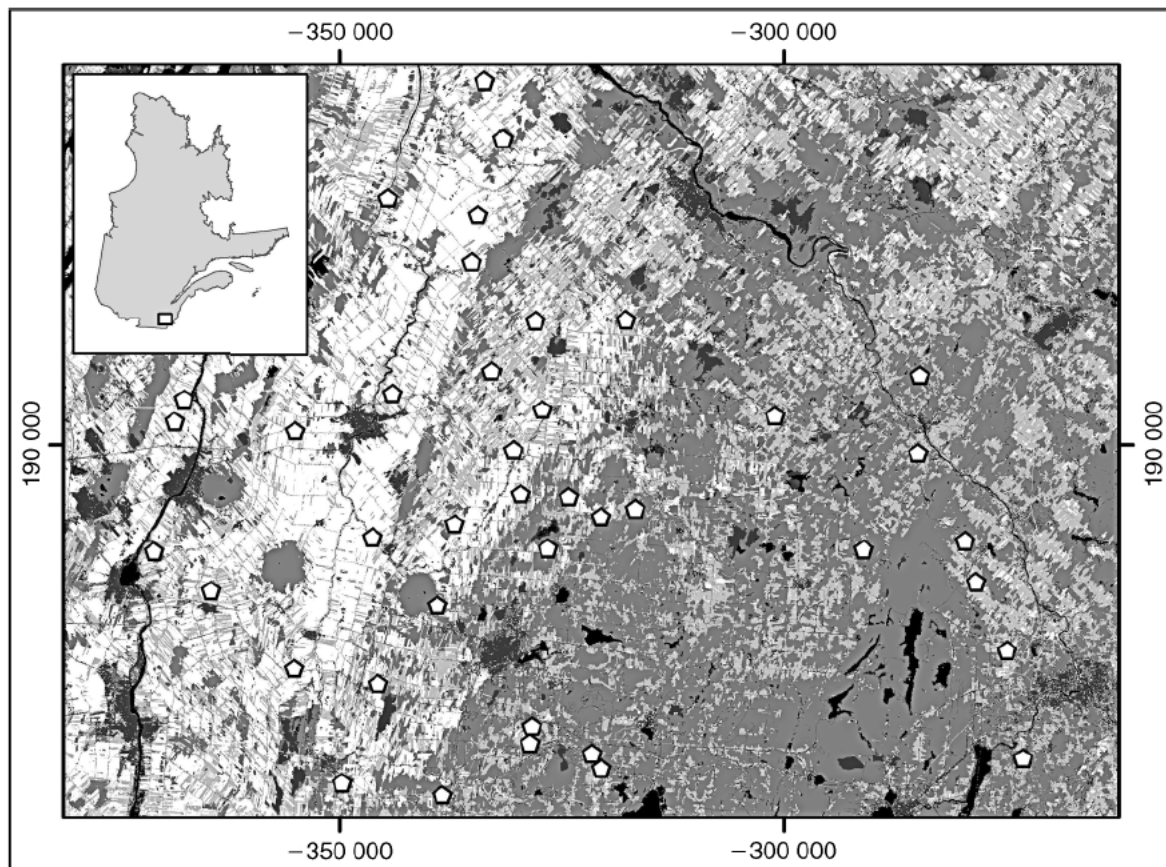


Figure 1.3 Localisation des 40 fermes (pentagones) sur lesquelles des nichoirs sont apposés dans le cadre du projet de suivi de nidification de l’Hirondelle bicolore (sud du Québec, Canada, 2004-2006).

Un gradient d’intensification agricole s’étend d’est en ouest. Les catégories de recouvrement du sol sont basées sur une mosaïque d’images LANDSAT-TM classifiées (Canadian Wildlife Service 2004). Blanc : cultures intensives, gris pâle : cultures extensives, gris moyen : forêts, gris foncé : zones urbaines, noir : eau. Les coordonnées sont en Lambert Conique Conforme et réfèrent au nombre de mètres à partir d’un point de référence. Tirée de Ghilain et Bélisle (2008).

CHAPITRE 2

EFFETS DE L'HÉTÉROGÉNÉITÉ SPATIALE SUR LA SÉLECTION AGISSANT SUR LES TRAITS MORPHOLOGIQUES DES OISILLONS DE L'HIRONDELLE BICOLORE

2.1 Introduction de l'article

Les effets des fluctuations de l'environnement sur la sélection naturelle sont souvent négligés dans les études visant à quantifier la sélection, et encore plus souvent lorsque ces études tiennent compte des composantes non linéaires de la sélection. Pourtant, la pertinence de l'hétérogénéité spatiale lors de l'étude de sélection a été soulignée par de nombreux chercheurs. La présente étude visait donc à déterminer les effets de l'hétérogénéité spatiale sur la sélection naturelle agissant sur les traits morphologiques (masse corporelle et longueur d'aile) des oisillons de l'Hirondelle bicolore. Pour ce faire, des gradients de sélection linéaires et non linéaires ont été calculés dans des conditions environnementales contrastées décrivant le climat et le paysage. Notre étude montre des évidences de fluctuations spatiales de la sélection naturelle tant au niveau linéaire que non-linéaire, en plus de montrer que la sélection agit plus fortement sur la masse corporelle que sur la longueur d'aile des oisillons de 12 jours.

Le projet présenté dans cet article a été conçu par Dany Garant et moi-même. J'ai participé à la récolte de données sur le terrain, fait les analyses génétiques en laboratoire et les analyses statistiques, en plus d'avoir écrit la première version du manuscrit. Dany Garant a supervisé et contribué à l'ensemble du projet en plus de contribuer grandement à la version finale de l'article. Fanie Pelletier et Marc Bélisle ont également révisé le manuscrit, en plus d'y apporter de nombreuses suggestions pertinentes. Tous les auteurs ont révisé, édité et approuvé la version finale de l'article. Celui-ci a été resoumis à la revue *Evolution* en décembre 2019.

IMPACTS OF ENVIRONMENTAL HETEROGENEITY ON NATURAL SELECTION IN A WILD BIRD POPULATION

by

Carolyne Houle, Fanie Pelletier, Marc Bélisle et Dany Garant

2.2 Abstract

Natural selection has been studied for several decades, resulting in the computation of thousands of selection estimates. Although the importance of environmental conditions on selection has often been suggested, published estimates rarely take into account the effects of environmental heterogeneity on selection patterns. Here, we estimated linear and non-linear viability selection gradients on morphological traits of 12 days-old nestlings in a wild population of tree swallows (*Tachycineta bicolor*) across a large-scale heterogeneous study system in southern Québec, Canada. We assessed the environmental drivers of nestling survival and evaluated their effects on strength and direction of selection gradients. Separate analyses of environmental variable showed that high temperatures and heavy rainfall caused stronger positive linear selection on morphological traits. Weaker linear selection was also observed in more extensively cultured areas. Both strength and shape of non-linear quadratic and correlational components of selection were modified by environmental variables. Considering all environmental variables revealed that precipitation since hatching affected patterns of linear selection on traits, while temperature since hatching shaped nonlinear selection patterns. Our study underlines the importance of quantifying linear and non-linear natural selection under various environmental conditions and how the evolutionary response of traits may be affected by ongoing human-induced environmental changes.

2.3 Introduction

Natural selection is a central theme in evolutionary biology and, as a result, several studies have assessed its strength and direction through time and space (reviewed in Siepielski et al. 2009, 2013; Bell 2010). Although many studies have suggested that environmental fluctuations can modify selection patterns, only a few studies have quantified the effects of spatial variation on natural selection and identified the underlying conditions affecting selection, especially at large scales, over the long term, and for nonlinear components of selection (see MacColl 2011; Caruso et al. 2017; Siepielski et al. 2017). Previous studies have suggested that to get a full portrait of the evolutionary response of a species to selection, non-linear components of selection should be studied across environmental conditions, as they often play a major role in the determination of key phenotypic traits for adaptation (Brodie et al. 1995; Blows and Brooks 2003; Chevin et al. 2010). Yet, several studies and meta-analyses of selection are still conducted only on linear components of selection, partly because non-linear analyses require larger sample sizes (Conner 2001; Kingsolver et al. 2001; Hersch and Phillips 2004). Considering only the linear components of selection can often lead to oversimplification and misinterpretation of adaptive landscapes and evolution trajectories of traits within species (Phillips and Arnold 1989; Charmantier et al. 2006; Blows 2007; Garant et al. 2007). It is thus imperative to get a better understanding of the impact of environmental heterogeneity on the full spectrum of natural selection, especially in the current context of global anthropic perturbations that modify environmental conditions experienced by most species (Hendry et al. 2008; Siepielski et al. 2017).

It is generally expected that harsh environmental conditions lead to stronger selection in natural populations (Price et al. 1984; Grant and Grant 1995; Wood and Brodie 2016; Hayward et al. 2018). Even if the definition of harsh or favorable conditions can greatly differ among populations and species, variation in selection seems more likely to be caused by environmental factors that have a large effect on mean fitness (see Caruso et al. 2017). For example, in birds, cold and rainy weather conditions are usually described as being detrimental for nestling survival, and should thus result

in stronger selection (McCarty 2001; Dinsmore et al. 2002; Kosicki 2012; Winkler et al. 2013; Cox et al. 2019). Similarly, human-impacted habitats such as intensive agricultural lands seem to greatly affect survival of nestlings (Freemark and Kirk 2001; Ghilain and Bélisle 2008; Porlier et al. 2009; Stanton et al. 2018) and thus, should also translate into stronger selection than under more favorable habitat conditions. Other environmental factors such as urbanization can also impact habitat quality, but in a less predictable manner, depending on species and urban context (Chamberlain et al. 2009; Ryder et al. 2010). Overall, it is vital to determine which environmental factors are related to variation in selection to obtain a complete portrait of the interactions between organisms and their environments (Endler 1986; Wade and Kalisz 1989; MacColl 2011; Caruso et al. 2017).

The main objective of this study was to assess the effect of environmental fluctuations on linear and non-linear components of selection acting on 12 days-old nestlings in a wild population of tree swallows (*Tachycineta bicolor*). A previous study in this system assessed the temporal fluctuations of natural selection acting on adult female tree swallows traits and showed that selection acting on morphological and reproductive traits was fluctuating either in strength and/or direction among years (Millet et al. 2015). Another study by Bourret et al. (2017) estimated selection acting on nestling body mass and primary feather length for different life-history stages. They found that linear selection strength varied among traits and among ages within traits, but that it was positive in most cases. Moreover, they found that non-linear patterns of selection can also be impacted by life-history stages, indicating fluctuating selective pressures throughout nestling development. However, these studies did not consider fluctuations in environmental conditions and their effects on the strength and direction of selection. To fill these gaps, here we used 11 years of data obtained from a long-term monitoring of a tree swallow population from southern Québec, Canada, including measurements collected on ~7000 nestlings, living across heterogeneous environmental conditions. We first estimated the global selection gradients acting on body mass and wing length, two traits which are known to be under linear positive and nonlinear negative selection in this species (Bourret et al. 2017). Second, we determined the main environmental (e.g. weather and landcover) variables affecting the fitness of individuals (e.g. survival until fledging), and then assessed if these variables significantly modified linear and nonlinear selection gradients in our study system. We expected environmental conditions to influence natural selection patterns and

predicted that unfavourable conditions should lead to stronger selection. Namely, we expected stronger linear selection under lower temperatures, higher amount of precipitation and more intensive agricultural areas. The direction of the effects for urban areas, forest and water bodies were more difficult to predict based on previous studies. Finally, the effects of environmental conditions on nonlinear components of selection were also challenging to predict, mainly because those effects are rarely studied in the context of spatial fluctuations of natural selection and that when they are, they can vary between studies (for example, see review of the multiple possible eco-evolutionary feedbacks associated with urbanization by Alberti (2015)).

2.4 Methods

2.4.1 Study system and data collection

Since 2004, we monitored 400 nest boxes on 40 farms (10 per farm) located in southern Québec, Canada, along an east-west gradient of agricultural intensification and over an area of 10 200 km². In this system, extensive cultures are mostly represented by dairy or small-scale family farms with diversified crops, yet dominated by fodder and pastures, while intensive cultures are generally large-scale continuous row cropping (corn, soy and wheat) with high input of pesticides and fertilizers (detailed in Ghilain and Bélisle 2008). All nest boxes are visited every 2 days from April to July, to monitor breeding activities of individually marked tree swallows. Data from 2007 to 2017 were used in this study, as they contain detailed measurements of nestlings.

Body mass of nestlings was measured (± 0.01 g) at 12 days with a digital scale, while their 9th primary feather lengths (wing length; ± 0.02 mm) were measured with a digital calliper at the same age. Survival to fledging was determined by a nestling's survival (i.e. 0 or 1) up to 16 days of age. It was not possible to assess survival later in a nestling's life stage since there is a risk of causing an early fledging from the nest if manipulations are conducted on older nestlings (McCarty 2001).

Since nestlings are usually unable to fly before at least 16 days, those that disappeared from nest boxes prior to this stage were also considered dead. At 12 days after hatching, nestlings were ringed with an aluminium band for permanent identification (US Fish and Wildlife Service). At the same time, a blood sample was collected on a P8 grade filter paper to allow molecular sexing. If a nestling was found dead prior to banding, a muscular tissue sample was collected and preserved in 95% EtOH. DNA was extracted from dried blood samples and tissues by a standard salt extraction method (Aljanabi and Martinez 1997). After the extraction, DNA concentration was quantified by electrophoresis on a 1% agarose gel with a molecular weight standard. Once all samples were at the same concentration, molecular sexing of each individual was conducted by PCR analysis and visualization on a 2% agarose gel (See Lessard et al. 2014 for details). Only first clutches were included in the analyses to avoid differences in survival related to multiple clutches from the same breeding pair. We restricted our selection analyses to nestlings of 12 days-old, which totaled 6987 individuals from 1541 clutches. All manipulations performed in this study were in compliance with the Canadian Council on Animal Care, under the approval of the Université de Sherbrooke Animal Ethics Committee (protocol numbers: DG2010-01 and DG2014-01-Université de Sherbrooke).

2.4.2 Environmental characterization

Two main classes of environmental variables were included in the analyses: weather conditions and land cover types. Weather conditions for each farm were obtained via Environment and Climate Change Canada's closest meteorological station and data were extracted from their historical climate data registry (as in Bourret et al. 2015). Weather conditions were represented by four variables: 1) temperatures of the previous 2 days since measurement (mean value of daily mean temperatures for the day of measurement and the previous one); 2) temperatures since hatching (mean value of daily mean temperatures since a nestling's hatching); 3) precipitation during the previous 2 days (mean value in mm of total daily precipitation of rain or snow's equivalent in water for the day of measurement and the previous one); and 4) precipitation since hatching (mean value in mm of total daily rain or snow's equivalent in water precipitation since a nestling's hatching). Land cover was characterized at two different spatial scales around nest boxes:

500m and 5km. These scales were previously shown to influence fledging probability in this study system (Ghilain and Bélisle 2008; Porlier et al. 2009; Daoust et al. 2012). Land cover at 500m was determined yearly by visual inspection in the field with the help of orthophotos (scale 1:40 000) and ArcGIS (see Porlier et al. 2009 for details). Land cover at 5km was determined with ArcView GIS Spatial Analyst V2.0a (ESRI 2005) from Landsat-7 satellite images captured between August 1999 and May 2003 (Canadian Wildlife Service 2004). At the 500-m scale, the proportions of land covered by extensive and intensive cultures, water, urbanization and forest were used. The same variables, as well as the proportion of land covered by bogs, were used at the 5-km scale.

2.4.3 Statistical analyses

2.4.3.1 Global selection analyses

As a first step to evaluate the magnitude and direction of selection acting on morphological traits of nestlings, global selection gradients were estimated. We built a linear model relating fitness (ω), estimated by the relative survival probability from hatching until fledging (i.e. a nestling's survival divided by the annual survival rate of all nestlings of that age), to body mass (χ_1) and wing length (χ_2). Global linear selection gradients (β_i) were estimated from the coefficients of this regression (Equation 2.1) where α is the intercept and ε the residual term.

Equation 2.1:
$$\omega = \alpha + \beta_1\chi_1 + \beta_2\chi_2 + \varepsilon$$

Non-linear quadratic (γ_{ii}) and correlational (γ_{ij}) global selection gradients were obtained from a second model (Equation 2.2) that also included the linear terms (Lande and Arnold 1983; Stinchcombe *et al.* 2008).

Equation 2.2:
$$\omega = \alpha + \beta_1\chi_1 + \beta_2\chi_2 + \left(\frac{\gamma_1}{2}\right)\chi_1^2 + \left(\frac{\gamma_2}{2}\right)\chi_2^2 + \gamma_{12}\chi_1\chi_2 + \varepsilon$$

Quadratic regression coefficients, to estimate γ_{ii} , and their standard errors were doubled (see Stinchcombe et al. 2008). Statistical significance of selection gradients was then subsequently assessed by using generalized linear mixed models (GLMMs - logit link and binomial error structure), in which the fledging probability was not relative to that of the other nestlings and where the brood identity was included as a random effect (see Garant et al. 2007; Millet et al. 2015 for a similar approach).

2.4.3.2 Environmental determinants of nestling survival

A GLMM was used to determine the environmental components related to nestling survival. A model relating survival (as a binary variable, i.e. 0 or 1) from hatching until fledging to body mass, wing length, date (Julian day at 12 days-old), sex, measurement hour (as a proportion of 24 h) and all available environmental variables (See Table S1), as well as the interactions between each morphological traits and sex, date and all environmental variables was built. At first, year, brood and farm identities were included in the model as random effects, but only brood identity was significant (following likelihood ratio tests - LRTs) and kept in the final model. The model was simplified by a backward elimination procedure, where the least significant term, based on P-value, was sequentially removed, until all remaining variables were significant (i.e. $P \leq 0.05$, confirmed by a LRT) (Crawley 2007). After model selection, the remaining variables were considered the main environmental determinants of survival until fledging and were thus used in the following selection analyses. To ensure that the exclusion of farm identity and year had no impact, the full model selection procedure was also performed by including those random effects, and showed that they made no difference in the model selection procedure and in the resulting coefficients. They were thus not included in the final models.

2.4.3.3 Environmental effects on selection

To assess fluctuations in selection gradients related to environmental variation, sequential analyses were performed (Chenoweth and Blows 2004; Millet et al. 2015; see Chenoweth et al. 2012 for details). First, for each environmental determinant of fledging (from the final model, see above), we compared two models using a LRT with a χ^2 distribution: 1) a model including both morphological traits and the environmental determinant to 2) a full model including also the interaction between each trait and the determinant. Then, if the full model had a better fit, we successively compared it to a model where one of the interaction between a trait and the environmental determinant was removed, to assess the effect of each interaction independently (see also Millet et al. 2015). Then, to assess the combined effect of all environmental determinants of fledging on selection patterns, the same comparison was conducted between 1) a model containing both morphological traits and all environmental determinants and 2) a full model also including all the interactions between each trait and determinants. Since the full model had a better fit, we then successively compared it to a model where interactions between either body mass or wing length and all determinants were removed. Finally, we successively compared the full model to a model where one of the interaction between a trait and one of the environmental determinant was removed, to assess the effect of each interaction independently (see also Millet et al. 2015). Significant interactions implied that the environmental drivers included in the model had an impact on the selection acting on the nestling's traits. All models were GLMM (logit link and binomial error structure) including brood identity as a random effect.

All analyses were conducted on standardized (mean=0, SD=1) morphological trait values (mass and wing length) for each year and were performed using R software 3.5.1 (R Core Team, 2018). Environmental variables as well as the date were also standardized. Multicollinearity issues were avoided by including in the same models only environmental variables that had variance inflation factors (VIF) smaller than 3 as well as correlation coefficients smaller than 0.54 (see Table S1). Mixed model analyses were conducted using lme4 package (Bates et al., 2015). 3-Dimensional plots were obtained via the persp3D function of the plot3D package (Soetaert, 2017). Univariate

survival and selection analyses were also performed for both traits and are provided in Supporting Information file (S2 section).

2.5 Results

2.5.1 Global selection

Overall, we found positive linear selection gradients for both morphological traits at 12 days-old, and selection on body mass was more than three times stronger than selection on wing length (Table 2.1, Fig. 2.1). There was a significant negative non-linear quadratic selection gradient on body mass, which indicated convex (i.e. small increase in low mass greatly increased survival, while increase at large mass made a slighter difference) selection on this trait (Table 2.1, Fig. 2.1, S5.1). There was no significant non-linear quadratic effect for wing length and no significant nonlinear correlational selection gradient (Table 2.1).

Table 2.1 Global selection gradients on morphological traits of 12-days old Tree swallow nestlings.

	β	γ_{ii}	γ_{ij}
Body mass	0.089 ± 0.004	-0.275 ± 0.027	0.003 ± 0.006
Wing length	0.026 ± 0.004	-0.011 ± 0.028	

β : linear, γ_{ii} :non-linear quadratic, γ_{ij} : non-linear correlational. Values are presented with their standard error. Effects and their significance were obtained using a model with a different error structure (see text for details). Bold estimates are significant.

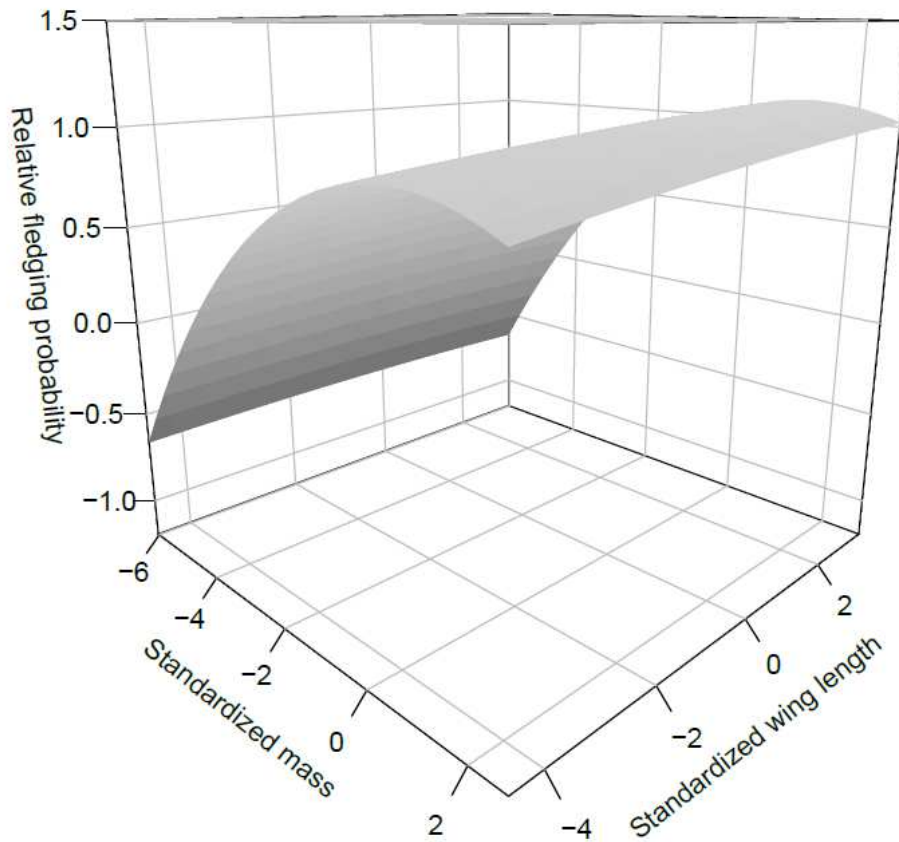


Figure 2.1 Global portrait of the selection acting on morphological traits of 12-days old Tree swallow nestlings.

2.5.2 Environmental determinants of fledging

Five environmental variables, as well as sex and date, were included in the final model for survival until fledging (Table 2.2). First, males showed a significantly lower fledging probability than females, but this probability did not differ according to morphological traits. All other determinants of fledging significantly interacted with morphological trait values. The relationship between body mass and fledging probability was stronger later in the season. High values of temperatures during the previous 2 days, precipitation since hatching and water coverage within a 500-m radius around

the nest box were all associated to stronger relationships between mass and fledging probability. The relationship between wing length and fledging probability was stronger at higher than at lower temperatures since hatching, but was weaker at higher than at lower proportions of extensive cultures and when precipitation was most abundant (Table 2.2).

Table 2.2 Final generalized linear mixed model (GLMM) of the environmental determinants of fledging for 12-days old tree swallow nestlings.

	Estimate	SE	z value	P-value
(Intercept)	9.795	0.500	19.608	<0.001
Body mass	1.722	0.187	9.230	<0.001
Wing length	1.185	0.208	5.705	<0.001
Sex (male)	-0.570	0.204	2.789	0.005
Date	-0.031	0.263	0.118	0.91
Temperatures of the previous 2 days	-0.236	0.259	0.913	0.36
Temperatures since hatching	-0.175	0.306	0.572	0.57
Precipitation since hatching	0.265	0.259	1.026	0.30
Extensive cultures (5km)	-0.265	0.259	1.025	0.31
Water bodies (500m)	0.509	0.329	1.548	0.12
Mass X Date	0.297	0.149	1.991	0.047
Mass X Temperatures of the previous 2 days	0.317	0.158	2.014	0.044
Mass X Precipitation since hatching	0.885	0.191	4.645	<0.001
Mass X Water bodies (500m)	0.444	0.207	2.139	0.032
Wing length X Temperatures since hatching	0.417	0.189	2.205	0.027
Wing length X Precipitation since hatching	-0.407	0.190	2.135	0.033
Wing length X Extensive cultures (5km)	-0.508	0.185	2.749	0.006

Brood identity was included as a random effect and all environmental variables, as well as morphological trait values and date, were standardized (see text for details). Adjusted R^2 for fixed effects was 0.101.

2.5.3 Individual environmental effects on selection

Sequential analyses of linear gradients indicated that three weather variables, two landcover variables, as well as date, were significantly influencing the linear selection acting on nestling traits at 12 days-old when all environmental variables were analysed separately (Table 2.3 A, S3.1). All environmental variables had a stronger impact on the linear selection acting on body mass than on wing length, except for temperatures since hatching and the proportion of extensive cultures in a 5-km radius (Table 2.3 A, S3.1). Temperatures of the previous 2 days influenced positively the linear selection acting on both morphological traits, but only when included in the same model (Table 2.3 A, S3.1; Fig. 2.2 A, B, S5.2 A, B). Precipitation since hatching increased the strength of the linear selection acting on body mass and on wing length together and separately (Table 2.3 A, S3.1; Fig. 2.2 E, F, S5.2 E, F), while temperatures since hatching mainly influenced positively the linear selection acting on wing length (Table 2.3 A, S3.1; Fig. 2.2 C, D, S5.2 C, D). The proportion of extensive cultures in a 5-km radius (Fig. 2.3 A, B, S5.3 A, B; Table S3.1) decreased the strength of the linear selection acting on wing length. On the other hand, the proportion of water bodies in a 500-m radius influenced positively the strength of the linear selection acting on body mass (Fig. 2.3 C, D, S5.3 C, D). Date significantly increased the linear selection acting on both traits, when included in the same model only (Table 2.3 A, S3.1).

Table 2.3 Selection gradients on Tree swallow nestling morphological traits according to environmental conditions and date.

Variable	Trait	β		γ_{ii}		γ_{ij}	
A) All environmental variables analysed separately							
Date	Mass	0.022	\pm 0.004 [†]	0.011	\pm 0.013	-0.004	\pm 0.002
	Wing length	0.006	\pm 0.004 [†]	-0.058	\pm 0.020		
Temperatures of the previous 2 days	Mass	0.031	\pm 0.004 [†]	-0.070	\pm 0.017	-0.011	\pm 0.003
	Wing length	0.001	\pm 0.004 [†]	-0.011	\pm 0.022		
Precipitation since hatching	Mass	0.003	\pm 0.004	-0.049	\pm 0.018	-0.007	\pm 0.002
	Wing length	0.001	\pm 0.004	-0.012	\pm 0.021		
Temperatures since hatching	Mass	0.028	\pm 0.004	-0.046	\pm 0.017 [†]	-0.016	\pm 0.003
	Wing length	0.012	\pm 0.004	-0.073	\pm 0.021 [†]		
Extensive cultures (5Km)	Mass	-0.012	\pm 0.004	-0.030	\pm 0.018	0.004	\pm 0.002
	Wing length	-0.003	\pm 0.004	0.071	\pm 0.023		
Water bodies (500m)	Mass	0.002	\pm 0.004	-0.065	\pm 0.020	-0.005	\pm 0.003
	Wing length	-0.003	\pm 0.004	0.017	\pm 0.025		
B) All environmental variables included in the same model							
Date	Mass	0.014	\pm 0.005	0.025	\pm 0.016	0.003	\pm 0.002
	Wing length	0.003	\pm 0.005	-0.029	\pm 0.025		
Temperatures of the previous 2 days	Mass	0.024	\pm 0.005	-0.073	\pm 0.020	-0.005	\pm 0.003
	Wing length	-0.005	\pm 0.004	0.034	\pm 0.026		
Precipitation since hatching	Mass	0.012	\pm 0.004	-0.061	\pm 0.019	-0.012	\pm 0.003
	Wing length	-0.001	\pm 0.004	-0.022	\pm 0.022		
Temperatures since hatching	Mass	0.009	\pm 0.005	-0.049	\pm 0.022 [†]	-0.016	\pm 0.004
	Wing length	0.011	\pm 0.005	-0.058	\pm 0.028 [†]		
Extensive cultures (5Km)	Mass	-0.010	\pm 0.004	-0.043	\pm 0.019	0.004	\pm 0.003
	Wing length	-	\pm 0.004	0.082	\pm 0.024		
Water bodies (500m)	Mass	-0.001	\pm 0.004	-0.075	\pm 0.021	-0.006	\pm 0.003
	Wing length	-0.003	\pm 0.004	0.030	\pm 0.026		

[†] Only significant when both trait x environment interactions were included in the same model.

A) all environmental variables were analyzed separately B) all environmental variables were analyzed together in the same model. β : linear, γ_{ii} :non-linear quadratic, γ_{ij} : non-linear correlational. Gradients presented in this table were obtained by including both trait x environment interactions (see Table S4 for full table including all coefficients for environmental variables analysed separately). Effects and their significance were obtained using a model with a different error structure (see text for details as well as Table S3.1, S3.2 and S3.3 for significance testing). Bold estimates are significant.

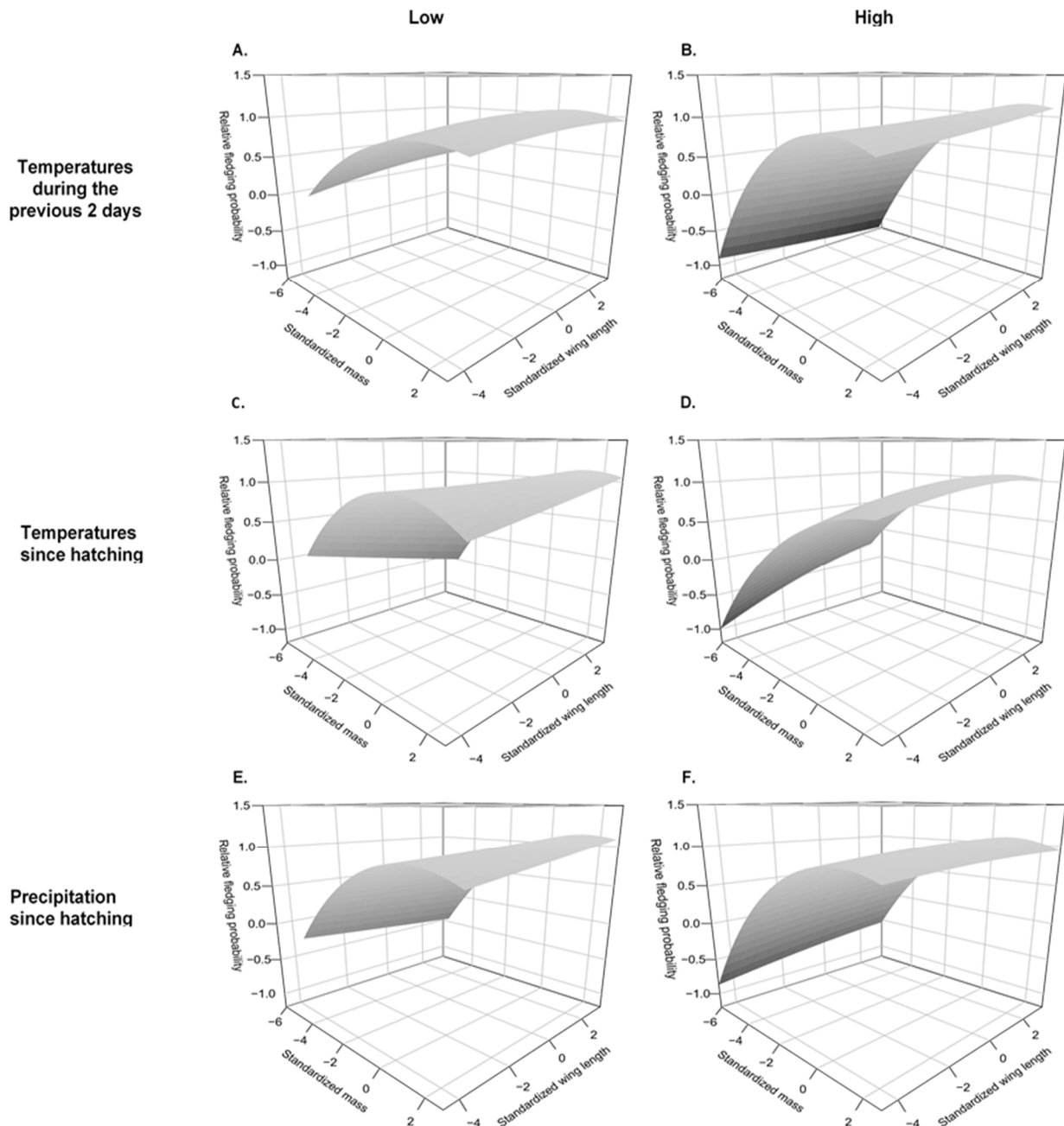


Figure 2.2 Portrait of selection acting on 12 days-old nestling traits in different weather conditions.

A) Low temperatures during the previous 2 days, B) high temperatures during the previous 2 days, C) low temperatures since hatching, D) high temperatures since hatching, E) low precipitation since hatching and F) high precipitation since hatching. For illustration purposes, we used the median of the environmental determinant to separate low vs. high conditions.

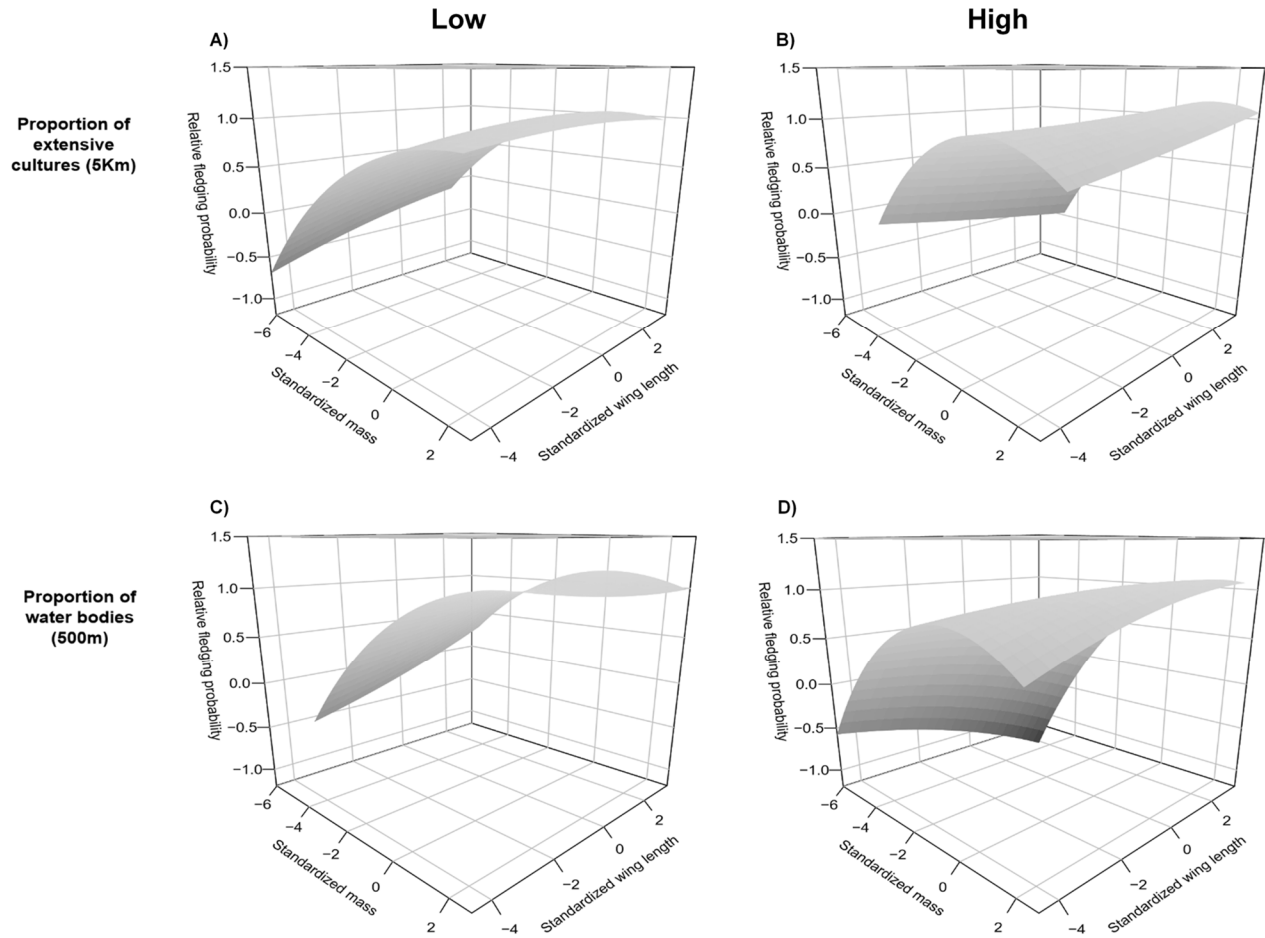


Figure 2.3 Portrait of selection acting on 12 days-old nestling traits in different landcover conditions.

A) Low proportion of extensive cultures in a 5-km radius, B) high proportion of extensive cultures in a 5-km radius, C) low proportion of water bodies in a 500-m radius and D) high proportion of water bodies in a 500-m radius. For illustration purposes, we used the median of the environmental determinant to separate low vs. high conditions.

Sequential analyses of non-linear gradient also showed that both weather and landcover influenced the quadratic and correlational selection acting on nestling traits (Table 2.3 A, S3.2). Temperatures since hatching had a negative impact on the non-linear quadratic selection pattern of both traits,

but this effect was only significant when both traits were included in the model and was stronger for wing length than for mass (Table 2.3 A, Fig. 2.2 C, D, S5.2 C, D). Non-linear correlational selection (Table S3.2) was reduced by temperatures of the previous 2 days, as well as by temperatures since hatching (Table 2.3 A). Extensive cultures at 5 km also influenced positively the strength of non-linear quadratic selection acting on wing length, as well as correlational selection (Table 2.3 A, S3.2, S4, Fig. 2.3 A, B, S5.3 A, B). Finally, water bodies at 500m negatively influenced quadratic selection acting on body mass (Table 2.3 A, S3.2, S4, Fig. 2.3 C, D, S5.3 C, D), as well as correlational selection (Table 2.3 A, Fig. 2.3, S5.3).

2.5.4 Pooled environmental effects on selection

When all pooled together in the same model, some environmental determinants of fledging had an impact on the linear selection acting on nestling traits (Table 2.3 B, S3.1, S3.2, S3.3). Precipitation since hatching increased the strength of the linear selection acting on body mass and decreased that on wing length. The proportion of extensive cultures in a 5-km radius slightly decreased the selection acting on wing length. Environmental determinants also had an impact on the non-linear selection (Table 2.3 B, S3.2, S3.3). Temperatures since hatching negatively influenced the non-linear quadratic selection acting on mass and wing length and also negatively influenced the correlational selection (Table 2.3 B, S3.3). Water bodies also negatively influenced the correlational selection, while extensive cultures influenced it positively (Table 2.3 B, S3.3).

2.6 Discussion

Here we used data from a long-term study including a large sample of individuals spread across a wide geographic scale to assess global linear and nonlinear viability selection acting on morphological traits of nestling tree swallows. We showed that the linear selection acting on 12 days-old nestling traits was globally positive and that it was much stronger on body mass than on

wing length. We also showed that the strength and patterns of linear and non-linear selection varied according to multiple environmental variables that represented change in weather conditions and land cover characteristics. Similarly to a few previous studies in this field (see Martin and Pfennig 2012; Mezquida and Benkman 2014 for examples; see also MacColl 2011), our study underlines the importance of considering environmental fluctuations as well as non-linear components of selection when conducting selection analyses.

2.6.1 Global selection

We found that body mass and wing length were under positive linear selection. This indicated that nestlings with larger body mass and longer wing had higher relative fledging probability, as reported in several other bird species, including in tree swallows (Tinbergen and Boerlijst 1990; Maness and Anderson 2013; Bourret et al. 2017). Selection was, however, much stronger for mass than for wing length (as in Bourret et al. 2017). Body mass of nestlings is of great importance for survival in passerines, including in tree swallows, as adult body mass is usually correlated to the mass reached at around 12 days after hatching (McCarty 2001). Contrastingly, primary feather growth may not be complete when tree swallow nestlings fledge (McCarty 2001). Selection acting on wing length could thus be stronger later in the development (see also Bourret et al. 2017), when it becomes a critical factor for survival, as it is the case from fledging and onwards (Mainwaring et al. 2011; Jones et al. 2017). Also, Bourret et al. (2017) previously found that in 12 days-old tree swallow nestlings, the non-linear quadratic selection acting on body mass was negative, which was suggestive of convex selection. The convex selection pattern obtained in our study for body mass also suggested a pattern of stabilizing selection (*sensu* Lande and Arnold 1983), and a closer examination of the surface revealed that the optimal body mass was skewed towards higher values. It should be noted that we pooled all nestlings from multiple farms in our analyses. Our results thus represent global selection patterns over a wide geographic scale and may not necessarily reflect patterns at the farm scale. We should also mention that there is no evidence of genetic differentiation among farms within our study system (see Porlier et al. 2009).

2.6.2 Weather effects on survival and selection

Temperatures of the previous 2 days had a positive effect on the relationship between both nestling traits and fledging probability. Moreover, temperatures since hatching influenced the relationship between wing length and survival, suggesting that smaller nestlings were more vulnerable to high temperatures than larger ones. The negative non-linear quadratic selection in interaction with temperatures since hatching was only significant when both traits were included in the model, which suggests that they each had a weak additive effect, resulting in overall convex selection. Negative non-linear correlational selection was detected for both temperature variables, suggesting that higher temperatures may be more constraining and result in negative association between wing length and body mass. It has been showed that short-term changes in temperature can greatly impact aerial insectivorous species, especially because it can alter the abundance of flying insects (McCarty and Winkler 1999; Griebel and Dawson 2018). Previous studies of the effect of temperature on nestling survival provided various results. In some cases, either an increase of already high ambient temperatures or a decrease of already low ambient temperatures could both be detrimental to nestling survival. For example, some studies (McCarty and Winkler 1999, McCarty 2001 and Winkler et al. 2013) found that high temperatures are better for nestling survival than lower ones, while other studies (Murphy 1985; Greño et al. 2008; Salaberria et al. 2014) found that heat could sometimes be detrimental to nestlings, as it could lead to hyperthermia and dehydration. Usually, 12 days-old tree swallow nestlings have just recently acquired the capacity of thermoregulating by themselves (Marsh 1980). Hence, they might not be fully able to adjust their internal temperature and could be more vulnerable to high temperatures than older nestlings. Furthermore, high temperatures could result in heat stress and in a lower immune response in nestlings, as suggested by Pigeon et al. (2013), ultimately reducing survival under those conditions. It is also important to underline that temperature inside a nest box can often be higher than ambient temperature, especially for nest boxes under prolonged sun exposure (McComb and Noble 1981; Ropert-Coudert et al. 2004). Altogether, these reasons could explain the stronger linear selection we observed at higher temperatures.

Our results also show that when precipitation since hatching were more abundant, the relationship between both nestling mass and wing length and survival was stronger, indicating that shorter and, mostly, lighter nestlings were more likely to die in rainy environments. This result is consistent with several studies in birds (and in tree swallows), which have found negative relationships between nestling survival and precipitation, and thus stronger selection (Finlay 1976; Dinsmore et al. 2002; Kosicki 2012; Anctil et al. 2014; Griebel and Dawson 2018; Cox et al. 2019; see recent meta-analysis by Siepielski et al. 2017). For example, Takagi (2001) showed that the number of bull-headed shrike (*Lanius bucephalus*) nestlings that disappeared from nests was positively correlated with precipitation and that it was usually the lightest nestlings in each brood that were disappearing. One possible explanation for the negative impact of precipitation on fledging in our study is the decrease of insect abundance during rainfall (McClure 1938). Tree swallows being an aerial insectivorous species, heavy rain could restrain their access to food for nestlings by making it harder for adults to catch prey. Rainfall could also impact the flying capacity of adults and thereby decrease their activity and level of parental care (Finlay 1976).

2.6.3 Land cover effects on survival and selection

High proportions of extensive cultures at the 5-km scale were related to a weaker relationship between wing length and fledging probability and hence to weaker viability selection on nestlings. The positive interaction between non-linear quadratic selection and extensive cultures suggested a more disruptive pattern of selection for wing length, which would imply that agricultural intensity may not only modify the strength of the non-linear quadratic selection, but also its direction. The positive interaction between non-linear correlational selection and extensive cultures suggested that with more extensive cultures in the area, the correlation between body mass and wing length became stronger, making it even more advantageous to have larger traits. Previous studies have also reported a positive effect of extensive cultures on nestling survival in our study system (Ghilain and Bélisle 2008; Porlier et al. 2009). Weaker selection in extensive cultures could be explained by many factors including a greater availability of insects later in the season in these habitats (Rioux Paquette et al. 2013; Bellavance et al. 2018). In landscapes dominated by extensive

cultures, prey availability generally increases throughout the whole season, while in intensive cultures it increases until mid-June and then decreases quickly in early July (Rioux Paquette et al. 2013; Bellavance et al. 2018). This effect could exacerbate the differences in fledging between areas with different cultures by modulating food access for nestlings at a critical time of their development. Furthermore, extensive cultures correspond to areas with lower applications of chemical pesticides and fertilizers, which could lower the negative effect on survival possibly resulting from the presence of those components (Bishop et al. 2000; Gibbons et al. 2015; Stanton et al. 2018).

Water bodies found around 500m of nest boxes were positively interacting with the effect of body mass on fledging probability, meaning that lighter nestlings in areas with a lot of water had lower survival. The negative interaction between non-linear quadratic selection and water coverage suggested a convex pattern of selection, which was indicative of increasing convex selection on body mass with an increase in water coverage. The negative interaction between non-linear correlational selection and amount of water suggested that the larger the water coverage was, the stronger the negative association between wing length and body mass was. Those results are somewhat surprising since tree swallows are known to select open water and wetlands as foraging sites (Robertson et al. 1992). The presence of water bodies is usually described as beneficial for this species, especially since nestlings grow faster and have better body condition when fed with aquatic insects than terrestrial ones (Twining et al. 2016, 2018). Furthermore, Ghilain and Bélisle (2008) found a positive effect of water coverage on the number of fledglings in our study system, but at the 20-km scale. An obvious possible explanation for this result is that water bodies could be associated to other confounding environmental factors that were not considered in this study. For example, neonicotinoids, which are largely used broad-spectrum insecticides and have been shown to be toxic for many species including birds, are highly soluble compounds in water and have been found in high concentrations in waters surrounding the Montreal area (Gibbons et al. 2015; Lopez-Antia et al. 2015; Morrissey et al. 2015; Addy-Orduna et al. 2019; Giroux 2019, Montiel-Léon et al. 2019). Their solubility combined to many other chemical properties can lead to great concentrations of those pesticides in water bodies near cultivated areas which, in turn, can lead to the contamination of the aquatic invertebrates in those areas (Morrissey et al. 2015). This

may then lead to lower nestling survival in areas with a lot of water via the consumption of many highly contaminated prey, as it has been shown that neonicotinoid can be ingested by nestlings during feeding (Haroune et al. 2015). This being said, one should note that the proportion of landcover corresponding to water bodies within 500m of nest boxes was often null or very low and showed limited variability (range: 0-8.2%), which calls for a cautious interpretation of this result.

2.6.4 Effect of sex and date on survival and selection

Survival was influenced by sex, as females had a slightly higher chance of fledging than males. This result is consistent with previous findings in other studies on passerines (Slagsvold et al. 1986; Benito and González-Solís 2007). Although sex influenced survival, its effect did not vary with morphological trait size, suggesting that benefits of having larger morphological traits are similar for males and females.

Date was negatively related to survival and also to viability selection. Nestlings who reached 12 days-old later in the season than the average had a lower probability of fledging, and this was especially true for lighter nestlings. The effect of date on nestling viability selection was linear and confirmed that nestlings born later in the season had lower survival. This result is consistent with the finding that early laying is beneficial for female tree swallows (Millet et al. 2015), as it increases their nesting success; a relationship also found in several other bird species (Garant et al. 2007; Verhulst and Nilsson 2008; Porlier et al. 2012) and likely related to a decrease in food availability during the breeding season (Rioux Paquette et al. 2013; Bellavance et al. 2018). The negative relationship between date and fledging probability could thus be explained by a shortage of food toward the end of the breeding season when food resources are less available while food requirements by nestlings are peaking.

2.6.5 Pooled environmental effects on selection

When all pooled together in the same model, most environmental determinants of fledging ended up having no impact on the linear selection, which underlines the importance of performing both separate and pooled analyses for a better understanding of environmental effects on selection. In the pooled analyses, only precipitation since hatching and the proportion of extensive cultures in a 5-km radius were still related to linear selection. While the direction of the linear selection on body mass when considering precipitations since hatching was the same as when all environmental variables were analysed separately, that of wing length was inversed, becoming negative. The effect of extensive cultures on the selection acting on wing length was very small, suggesting little impact of this environmental determinant on the linear selection.

Temperatures since hatching had a similar impact on the non-linear quadratic selection on both traits either when all environmental variable were pooled together or when analysed separately. Correlational selection effects were also very similar whether the analyses were conducted separately or with all environmental variables pooled together. Those results show that controlling for other environmental variables while conducting spatial selection analyses may lead to different conclusions and environmental variables may not necessarily impact all components of selection in the same way.

2.7 General implications and conclusion

MacColl (2011) underlined the importance of environmental conditions on natural selection and emphasized that selection analyses should be performed by considering environmental heterogeneity. Our study further supports this suggestion, as such approach leads to a more complete portrait of selection patterns and to a better understanding of the evolutionary potential of traits in wild species. In details, we showed that by performing multivariate linear and non-linear

analyses on a large longitudinal data set, all components of viability selection can be influenced by environmental factors. In particular, our patterns of changing correlational selection among environments, which could affect trait evolution, would have been undetected without assessing its strength across different environmental conditions. Our study also underlines the importance of performing spatial selection analyses while accounting for multiple environmental variables at the same time as well as performing those analyses one environmental variable at a time to get a better understanding of the real impact of each of those variables. In our study population, high temperatures and abundant precipitation seemed to favour stronger selection and lower survival. Those results are concerning given the ongoing climate change leading to a global warming and a tendency for more abundant precipitation (Rahmstorf and Coumou 2011; Donat et al. 2013). Furthermore, ongoing intensification of agricultural activities (Benton et al. 2003; Godfray et al. 2010) is also concerning, since our results suggest that more intensive agricultural farmlands may impact fledging probability and the natural selection acting on nestling traits. These results are of outmost importance since avifauna is declining in North America (Rosenberg et al. 2019) and since tree swallows, like other aerial insectivores, are also showing steep population declines in the last decades (Nebel et al. 2010; Shutler et al. 2012; Smith et al. 2015; Michel et al. 2016).

2.8 Acknowledgements

We thank the 40 landowners who provided access to their land as well as numerous graduate students, field and lab assistants who helped collecting these data. We would also like to thank Audrey Bourret for her involvement in this project and for many helpful discussions. This work was supported by Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) discovery grants, by a team research grant from the Fonds de Recherche du Québec – Nature et technologies (FRQNT), by the Canada Research Chairs program and by funding from Université de Sherbrooke.

2.9 References

- Addy-Orduna, L. M., J. C. Brodeur, and R. Mateo. 2019. Oral acute toxicity of imidacloprid, thiamethoxam and clothianidin in eared doves: A contribution for the risk assessment of neonicotinoids in birds. *Sci. Total Environ.* 650:1216–1223.
- Alberti, M. 2015. Eco-evolutionary dynamics in an urbanizing planet. *Trends Ecol. Evol.* 30:114–126.
- Aljanabi, S. M., and I. Martinez. 1997. Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques. *Nucleic Acids Res.* 25:4692–4693.
- Anctil, A., A. Franke, and J. Bêty. 2014. Heavy rainfall increases nestling mortality of an arctic top predator: experimental evidence and long-term trend in peregrine falcons. *Oecologia* 174:1033–1043.
- Bates, D., M. Maechler, B. Bolker and S. Walker. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *J Stat Softw.* 67:1-48.
- Bell, G. 2010. Fluctuating selection: the perpetual renewal of adaptation in variable environments. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 365:87–97.
- Bellavance, V., M. Bélisle, J. Savage, F. Pelletier, and D. Garant. 2018. Influence of agricultural intensification on prey availability and nestling diet in Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*). *Can. J. Zool.* 96:1053–1065.
- Benito, M. M., and J. González-Solís. 2007. Sex ratio, sex-specific chick mortality and sexual size dimorphism in birds. *J. Evol. Biol.* 20:1522–1530.
- Benton, T. G., J. A. Vickery, and J. D. Wilson. 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends Ecol. Evol.* 18:182–188.
- Bishop, C. A., B. Collins, P. Mineau, N. M. Burgess, W. F. Read, and C. Risley. 2000. Reproduction of cavity-nesting birds in pesticide-sprayed apple orchards in southern Ontario, Canada, 1988–1994. *Environ. Toxicol. Chem.* 19:588–599.

- Blows, M. W. 2007. A tale of two matrices: multivariate approaches in evolutionary biology. *J. Evol. Biol.* 20:1–8.
- Blows, M. W., and R. Brooks. 2003. Measuring Nonlinear Selection. *Am. Nat.* 162:815–820.
- Bourret, A., M. Bélisle, F. Pelletier, and D. Garant. 2015. Multidimensional environmental influences on timing of breeding in a tree swallow population facing climate change. *Evol. Appl.* 8:933–944.
- Bourret, A., M. Bélisle, F. Pelletier, and D. Garant. 2017. Evolutionary potential of morphological traits across different life-history stages. *J. Evol. Biol.* 30:616–626.
- Brodie, E. D., A. J. Moore, and F. J. Janzen. 1995. Visualizing and quantifying natural selection. *Trends Ecol. Evol.* 10:313–318.
- Canadian Wildlife Service. 2004. Occupation du sol à partir des images classifiées Landsat-7, Sud du Québec, 1999–2003. Environnement Canada, région du Québec, Québec, Canada.
- Caruso, C. M., R. A. Martin, N. Sletvold, M. B. Morrissey, M. J. Wade, K. E. Augustine, S. M. Carlson, A. D. C. MacColl, A. M. Siepielski, and J. G. Kingsolver. 2017. What Are the Environmental Determinants of Phenotypic Selection? A Meta-analysis of Experimental Studies. *Am. Nat.* 190:363–376.
- Chamberlain, D. E., A. R. Cannon, M. P. Toms, D. I. Leech, B. J. Hatchwell, and K. J. Gaston. 2009. Avian productivity in urban landscapes: a review and meta-analysis. *Ibis* 151:1–18.
- Charmantier, A., C. Perrins, R. H. McCleery, and B. C. Sheldon. 2006. Evolutionary Response to Selection on Clutch Size in a Long-Term Study of the Mute Swan. *Am. Nat.* 167:453–465.
- Chenoweth, S. F., and M. W. Blows. 2004. Contrasting Mutual Sexual Selection on Homologous Signal Traits in *Drosophila serrata*. *Am. Nat.* 165:281–289.
- Chenoweth, S. F., J. Hunt, and H. D. Rundle. 2012. Analyzing and comparing the geometry of individual fitness. *The adaptive landscape in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford, 126–149.
- Chevin, L.-M., R. Lande, and G. M. Mace. 2010. Adaptation, Plasticity, and Extinction in a Changing Environment: Towards a Predictive Theory. *PLOS Biol.* 8:e1000357.
- Conner, J. K. 2001. How strong is natural selection? *Trends Ecol. Evol.* 16:215–217.

Cox, A. R., R. J. Robertson, Á. Z. Lendvai, K. Everitt, and F. Bonier. 2019. Rainy springs linked to poor nestling growth in a declining avian aerial insectivore (*Tachycineta bicolor*). *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 286:20190018.

Crawley, M. J. 2007. *The R Book*. 1st ed. Wiley Publishing, West Sussex, England.

Daoust, S. P., M. Bélisle, J. Savage, A. Robillard, R. Baeta, and J. Brodeur. 2012. Direct and indirect effects of landscape structure on a tri-trophic system within agricultural lands. *Ecosphere* 3:94.

Dinsmore, S. J., G. C. White, and F. L. Knopf. 2002. Advanced Techniques for Modeling Avian Nest Survival. *Ecology* 83:3476–3488.

Donat, M. G., L. V. Alexander, H. Yang, I. Durre, R. Vose, R. J. H. Dunn, K. M. Willett, E. Aguilar, M. Brunet, J. Caesar, B. Hewitson, C. Jack, A. M. G. K. Tank, A. C. Kruger, J. Marengo, T. C. Peterson, M. Renom, C. O. Rojas, M. Rusticucci, J. Salinger, A. S. Elrayah, S. S. Sekele, A. K. Srivastava, B. Trewin, C. Villarroel, L. A. Vincent, P. Zhai, X. Zhang, and S. Kitching. 2013. Updated analyses of temperature and precipitation extreme indices since the beginning of the twentieth century: The HadEX2 dataset. *J. Geophys. Res. Atmospheres* 118:2098–2118.

Endler, J. A. 1986. *Natural Selection in the Wild*. Princeton University Press.

ESRI. 2005. Patch analyst 2.0a patch for French language. ESRI, Redlands, California, USA.

Finlay, J. C. 1976. Some Effects of Weather on Purple Martin Activity. *The Auk* 93:231–244.

Freemark, K. E., and D. A. Kirk. 2001. Birds on organic and conventional farms in Ontario: partitioning effects of habitat and practices on species composition and abundance. *Biol. Conserv.* 101:337–350.

Garant, D., L. E. B. Kruuk, R. H. McCleery, and B. C. Sheldon. 2007. The Effects of Environmental Heterogeneity on Multivariate Selection on Reproductive Traits in Female Great Tits. *Evolution* 61:1546–1559.

Ghilain, A., and M. Bélisle. 2008. Breeding Success of Tree Swallows Along a Gradient of Agricultural Intensification. *Ecol. Appl.* 18:1140–1154.

- Gibbons, D., C. Morrissey, and P. Mineau. 2015. A review of the direct and indirect effects of neonicotinoids and fipronil on vertebrate wildlife. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 22:103–118.
- Giroux, I. 2019. Présence de pesticides dans l’eau au Québec : Portrait et tendances dans les zones de maïs et de soya – 2015 à 2017, Québec, ministère de l’Environnement et de la Lutte contre les changements climatiques, Direction générale du suivi de l’état de l’environnement, 64 p. + 6 ann.
- Godfray, H. C. J., J. R. Beddington, I. R. Crute, L. Haddad, D. Lawrence, J. F. Muir, J. Pretty, S. Robinson, S. M. Thomas, and C. Toulmin. 2010. Food Security: The Challenge of Feeding 9 Billion People. *Science* 327:812–818.
- Grant, P. R., and B. R. Grant. 1995. Predicting Microevolutionary Responses to Directional Selection on Heritable Variation. *Evolution* 49:241–251.
- Greño, J. L., E. J. Belda, and E. Barba. 2008. Influence of temperatures during the nestling period on post-fledging survival of great tit *Parus major* in a Mediterranean habitat. *J. Avian Biol.* 39:41–49.
- Griebel, I. A., and R. D. Dawson. 2018. Predictors of nestling survival during harsh weather events in an aerial insectivore, the Tree Swallow (*Tachycineta bicolor*). *Can. J. Zool.* 97:81–90.
- Haroune, L., R. Cassoulet, M.-P. Lafontaine, M. Bélisle, D. Garant, F. Pelletier, H. Cabana, and J.-P. Bellenger. 2015. Liquid chromatography-tandem mass spectrometry determination for multiclass pesticides from insect samples by microwave-assisted solvent extraction followed by a salt-out effect and micro-dispersion purification. *Anal. Chim. Acta* 891:160–170.
- Hayward, A. D., J. M. Pemberton, C. Berenos, A. J. Wilson, J. G. Pilkington, and L. E. B. Kruuk. 2018. Evidence for Selection-by-Environment but Not Genotype-by-Environment Interactions for Fitness-Related Traits in a Wild Mammal Population. *Genetics* 208:349–364.
- Hendry, A. P., T. J. Farrugia, and M. T. Kinnison. 2008. Human influences on rates of phenotypic change in wild animal populations. *Mol. Ecol.* 17:20–29.
- Hersch, E. I., and P. C. Phillips. 2004. Power and Potential Bias in Field Studies of Natural Selection. *Evolution* 58:479–485.

- Jones, T. M., M. P. Ward, T. J. Benson, and J. D. Brawn. 2017. Variation in nestling body condition and wing development predict cause-specific mortality in fledgling dickcissels. *J. Avian Biol.* 48:439–447.
- Kingsolver, J. G., H. E. Hoekstra, J. M. Hoekstra, D. Berrigan, S. N. Vignieri, C. E. Hill, A. Hoang, P. Gibert, P. Beerli, and E. J. Travis. 2001. The Strength of Phenotypic Selection in Natural Populations. *Am. Nat.* 157:245–261.
- Kosicki, J. Z. 2012. Effect of weather conditions on nestling survival in the White Stork *Ciconia ciconia* population. *Ethol. Ecol. Evol.* 24:140–148.
- Lande, R., and S. J. Arnold. 1983. The Measurement of Selection on Correlated Characters. *Evolution* 37:1210–1226.
- Lessard, A., A. Bourret, M. Bélisle, F. Pelletier, and D. Garant. 2014. Individual and environmental determinants of reproductive success in male tree swallow (*Tachycineta bicolor*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 68:733–742.
- Lopez-Antia, A., M. E. Ortiz-Santaliestra, F. Mougeot, and R. Mateo. 2015. Imidacloprid-treated seed ingestion has lethal effect on adult partridges and reduces both breeding investment and offspring immunity. *Environ. Res.* 136:97–107.
- MacColl, A. D. C. 2011. The ecological causes of evolution. *Trends Ecol. Evol.* 26:514–522.
- Mainwaring, M. C., M. Dickens, and I. R. Hartley. 2011. Sexual dimorphism and growth trade-offs in Blue Tit *Cyanistes caeruleus* nestlings. *Ibis* 153:175–179.
- Maness, T. J., and D. J. Anderson. 2013. Predictors of Juvenile Survival in Birds. *Ornithol. Monogr.* 78:1–55.
- Marsh, R. L. 1980. Development of Temperature Regulation in Nestling Tree Swallows. *The Condor* 82:461–463.
- Martin, R. A., and D. W. Pfennig. 2012. Widespread disruptive selection in the wild is associated with intense resource competition. *BMC Evol. Biol.* 12:136.
- McCarty, J. P. 2001. Variation in growth of nestling tree swallows across multiple temporal and spatial scales. *The Auk* 118:176–190.

- McCarty, J. P., and D. W. Winkler. 1999. Relative importance of environmental variables in determining the growth of nestling Tree Swallows *Tachycineta bicolor*. *Ibis* 141:286–296.
- McClure, H. E. 1938. Insect Aerial Populations. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 31:504–513.
- McComb, W. C., and R. E. Noble. 1981. Microclimates of Nest Boxes and Natural Cavities in Bottomland Hardwoods. *J. Wildl. Manag.* 45:284–289.
- Mezquida, E. T., and C. W. Benkman. 2014. Causes of Variation in Biotic Interaction Strength and Phenotypic Selection Along an Altitudinal Gradient. *Evolution* 68:1710–1721.
- Michel, N. L., A. C. Smith, R. G. Clark, C. A. Morrissey, and K. A. Hobson. 2016. Differences in spatial synchrony and interspecific concordance inform guild-level population trends for aerial insectivorous birds. *Ecography* 39:774–786.
- Millet, A., F. Pelletier, M. Bélisle, and D. Garant. 2015. Patterns of Fluctuating Selection on Morphological and Reproductive Traits in Female Tree Swallow (*Tachycineta bicolor*). *Evol. Biol.* 42:349–358.
- Montiel-León, J. M., G. Munoz, S. Vo Duy, D. T. Do, M.-A. Vaudreuil, K. Goeury, F. Guillemette, M. Amyot, and S. Sauvé. 2019. Widespread occurrence and spatial distribution of glyphosate, atrazine, and neonicotinoids pesticides in the St. Lawrence and tributary rivers. *Environ. Pollut.* 250:29–39.
- Morrissey, C. A., P. Mineau, J. H. Devries, F. Sanchez-Bayo, M. Liess, M. C. Cavallaro, and K. Liber. 2015. Neonicotinoid contamination of global surface waters and associated risk to aquatic invertebrates: A review. *Environ. Int.* 74:291–303.
- Murphy, M. T. 1985. Nestling Eastern Kingbird Growth: Effects of Initial Size and Ambient Temperature. *Ecology* 66:162–170.
- Nebel, S., A. Mills, J. McCracken, and P. Taylor. 2010. Declines of Aerial Insectivores in North America Follow a Geographic Gradient. *Avian Conserv. Ecol.* 5:1.
- Phillips, P. C., and S. J. Arnold. 1989. Visualizing Multivariate Selection. *Evolution* 43:1209–1222.

- Pigeon, G., R. Baeta, M. Bélisle, D. Garant, and F. Pelletier. 2012. Effects of agricultural intensification and temperature on immune response to phytohemagglutinin in Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*). *Can. J. Zool.* 91:56–63.
- Porlier, M., M. Bélisle, and D. Garant. 2009. Non-random distribution of individual genetic diversity along an environmental gradient. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 364:1543–1554.
- Porlier, M., A. Charmantier, P. Bourgault, P. Perret, J. Blondel, and D. Garant. 2012. Variation in phenotypic plasticity and selection patterns in blue tit breeding time: between- and within-population comparisons: Variation in plasticity among populations. *J. Anim. Ecol.* 81:1041–1051.
- Price, T. D., P. R. Grant, H. L. Gibbs, and P. T. Boag. 1984. Recurrent patterns of natural selection in a population of Darwin’s finches. *Nature* 309:787–789.
- Rahmstorf, S., and D. Coumou. 2011. Increase of extreme events in a warming world. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 108:17905–17909.
- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rioux Paquette, S., D. Garant, F. Pelletier, and M. Bélisle. 2013. Seasonal patterns in Tree Swallow prey (Diptera) abundance are affected by agricultural intensification. *Ecol. Appl.* 23:122–133.
- Robertson, R. J., B. J. Stutchbury, and R. R. Cohen. 1992. Tree Swallow (*Tachycineta bicolor*). In *The Birds of North America*. Academy of Natural Sciences, Washington, D.C., USA.
- Ropert-Coudert, Y., B. Cannell, and A. Kato. 2004. Temperature inside Nest Boxes of Little Penguins. *Wildl. Soc. Bull.* 1973-2006 32:177–182.
- Rosenberg, K. V., A. M. Dokter, P. J. Blancher, J. R. Sauer, A. C. Smith, P. A. Smith, J. C. Stanton, A. Panjabi, L. Helft, M. Parr, and P. P. Marra. 2019. Decline of the North American avifauna. *Science* 366:120–124.
- Ryder, T. B., R. Reitsma, B. Evans, and P. P. Marra. 2010. Quantifying avian nest survival along an urbanization gradient using citizen- and scientist-generated data. *Ecol. Appl.* 20:419–426.

Salaberria, C., P. Celis, I. López-Rull, and D. Gil. 2014. Effects of temperature and nest heat exposure on nestling growth, dehydration and survival in a Mediterranean hole-nesting passerine. *Ibis* 156:265–275.

Shutler, D., D. Hussell, D. Norris, D. Winkler, R. Robertson, F. Bonier, W. Rendell, M. Bélisle, R. Clark, R. Dawson, N. Wheelwright, M. Lombardo, P. Thorpe, M. Truan, R. Walsh, M. Leonard, A. Horn, C. Vleck, D. Vleck, A. Rose, L. Whittingham, P. Dunn, K. Hobson, and M. Stanback. 2012. Spatiotemporal Patterns in Nest Box Occupancy by Tree Swallows Across North America. *Avian Conserv. Ecol.* 7:3.

Siepielski, A. M., J. D. DiBattista, and S. M. Carlson. 2009. It's about time: the temporal dynamics of phenotypic selection in the wild. *Ecol. Lett.* 12:1261–1276.

Siepielski, A. M., K. M. Gotanda, M. B. Morrissey, S. E. Diamond, J. D. DiBattista, and S. M. Carlson. 2013. The spatial patterns of directional phenotypic selection. *Ecol. Lett.* 16:1382–1392.

Siepielski, A. M., M. B. Morrissey, M. Buoro, S. M. Carlson, C. M. Caruso, S. M. Clegg, T. Coulson, J. DiBattista, K. M. Gotanda, C. D. Francis, J. Hereford, J. G. Kingsolver, K. E. Augustine, L. E. B. Kruuk, R. A. Martin, B. C. Sheldon, N. Sletvold, E. I. Svensson, M. J. Wade, and A. D. C. MacColl. 2017. Precipitation drives global variation in natural selection. *Science* 355:959–962.

Slagsvold, T., E. Røskoft, and S. Engen. 1986. Sex Ratio, Differential Cost of Rearing Young, and Differential Mortality between the Sexes during the Period of Parental Care: Fisher's Theory Applied to Birds. *Ornis Scand. Scand. J. Ornithol.* 17:117–125.

Smith, A. C., M.-A. R. Hudson, C. M. Downes, and C. M. Francis. 2015. Change Points in the Population Trends of Aerial-Insectivorous Birds in North America: Synchronized in Time across Species and Regions. *PLOS ONE* 10:e0130768.

Soetaert, K. 2017. plot3D: Plotting Multi-Dimensional Data. R package version 1.1.1. <https://CRAN.R-project.org/package=plot3D>

Stanton, R. L., C. A. Morrissey, and R. G. Clark. 2018. Analysis of trends and agricultural drivers of farmland bird declines in North America: A review. *Agric. Ecosyst. Environ.* 254:244–254.

- Stinchcombe, J. R., A. F. Agrawal, P. A. Hohenlohe, S. J. Arnold, M. W. Blows, and C. Goodnight. 2008. Estimating Nonlinear Selection Gradients Using Quadratic Regression Coefficients: Double Or Nothing? *Evolution* 62:2435–2440.
- Takagi, M. 2001. Some effects of inclement weather conditions on the survival and condition of bull-headed shrike nestlings. *Ecol. Res.* 16:55–63.
- Tinbergen, J. M., and M. C. Boerlijst. 1990. Nestling Weight and Survival in Individual Great Tits (*Parus major*). *J. Anim. Ecol.* 59:1113–1127.
- Twining, C. W., J. T. Brenna, P. Lawrence, J. R. Shipley, T. N. Tollefson, and D. W. Winkler. 2016. Omega-3 long-chain polyunsaturated fatty acids support aerial insectivore performance more than food quantity. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 113:10920–10925.
- Twining, C. W., J. R. Shipley, and D. W. Winkler. 2018. Aquatic insects rich in omega-3 fatty acids drive breeding success in a widespread bird. *Ecol. Lett.* 21:1812–1820.
- Verhulst, S., and J.-Å. Nilsson. 2008. The timing of birds' breeding seasons: a review of experiments that manipulated timing of breeding. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 363:399–410.
- Wade, M. J., and S. Kalisz. 1989. The Additive Partitioning of Selection Gradients. *Evolution* 43:1567–1569.
- Winkler, D. W., M. K. Luo, and E. Rakhimberdiev. 2013. Temperature effects on food supply and chick mortality in tree swallows (*Tachycineta bicolor*). *Oecologia* 173:129–138.
- Wood, C. W., and E. D. Brodie. 2016. Evolutionary response when selection and genetic variation covary across environments. *Ecol. Lett.* 19:1189–1200.

2.10 Supplementary material

Table S1. Pearson correlations between all environmental variables and morphological traits included in the maximal model of the fledging determinants.

Variables	1	2	3	4	5	6	7	8
1. Body mass	1							
2. Wing length	0.525	1						
3. Date	-0.062	-0.012	1					
4. Hour	0.133	0.012	-0.021	1				
5. Temperatures during the previous 2 days	0.047	0.070	0.284	-0.003	1			
6. Temperatures since hatching	-0.002	0.116	0.534	0.010	0.435	1		
7. Precipitation since hatching	-0.046	-0.032	-0.030	-0.019	-0.203	-0.049	1	
8. Precipitation during the previous 2 days	-0.043	0.000	-0.013	0.000	0.098	0.067	0.422	1
9. Water (5km)	0.050	0.032	0.059	0.078	0.006	-0.029	0.070	0.041
10. Bog (5km)	-0.056	-0.014	-0.001	-0.041	0.011	0.054	-0.033	-0.043
11. Anthropization (5Km)	0.026	0.072	-0.055	0.020	0.027	-0.032	0.046	0.017
12. Extensive cultures (5Km)	0.036	0.027	0.050	-0.001	-0.074	-0.101	0.101	0.018
13. Extensive cultures (500m)	0.022	0.054	0.030	-0.055	-0.095	-0.145	0.140	0.045
14. Trees (500m)	0.014	0.045	-0.064	0.004	-0.112	-0.187	0.035	0.025
15. Urbanization (500m)	-0.002	-0.047	0.038	0.045	0.068	0.061	-0.010	0.010
16. Water bodies (500m)	0.001	-0.015	-0.020	0.054	0.040	0.032	0.000	-0.007

Table S1. *(continued)*

Variables	9	10	11	12	13	14	15	16
1. Body mass								
2. Wing length								
3. Date								
4. Hour								
5. Temperatures during the previous 2 days								
6. Temperatures since hatching								
7. Precipitations since hatching								
8. Precipitation during the previous 2 days								
9. Water (5km)	1							
10. Bog (5km)	-0.206	1						
11. Anthropization (5Km)	0.265	-0.171	1					
12. Extensive cultures (5Km)	-0.041	0.317	0.218	1				
13. Extensive cultures (500m)	0.003	-0.364	0.384	0.429	1			
14. Trees (500m)	0.096	-0.087	0.217	0.186	0.084	1		
15. Urbanization (500m)	-0.025	-0.102	0.099	0.036	-0.074	-0.074	1	
16. Water bodies (500m)	-0.008	-0.060	-0.080	-0.261	-0.117	-0.131	0.026	1

S2. Univariate analyses

To perform univariate selection analyses, the environmental determinants of fledging were determined in the same way as for multivariate analyses, but by including only one morphological trait in the model at the time. Then, for each trait, a global linear (*i*) selection differential, which represent the direct effect of selection on the trait and correspond to the regression's coefficient, was extracted from a linear model relating fitness (ω), to the morphological trait. A global non-linear differential (*j*), which corresponds to twice the squared value of the regression's coefficient was also computed to asses the indirect selection acting on that trait (Stinchcombe *et al.* 2008). Finally, the significance of interactions between environmental variables and morphological traits in univariate analyse were assessed by LRT.

Table S2.1. Global selection differentials on morphological traits of 12-days old Tree swallow nestlings.

	<i>i</i>	<i>j</i>
Mass	0.103 ± 0.004	-0.275 ± 0.016
Wing length	0.071 ± 0.004	-0.256 ± 0.021

i: linear, *j*: non-linear quadratic. Values are presented with their standard error. Effects and their significance were obtained using a model with a different error structure (see text for details). All estimates are significant.

Table S2.2. Final generalized linear mixed model of the environmental determinants of fledging for 12-days old Tree swallow nestlings when performing univariate analyses.

	Estimate	SE	z value	P-value
Mass				
(Intercept)	9.351	0.452	20.706	<0.001
Mass	2.538	0.198	12.835	<0.001
Sex (male)	-1.039	0.225	4.614	<0.001
Temperatures during the previous 2 days	-0.243	0.222	1.095	0.27
Precipitation since hatching	0.345	0.235	1.465	0.14
Water bodies 500m	0.435	0.292	1.492	0.14
Date	-0.163	0.213	0.764	0.45
Mass X Sex (male)	-0.473	0.195	2.422	0.015
Mass X Date	0.382	0.134	2.852	0.004
Mass X Temperatures during the previous 2 days	0.397	0.148	2.687	0.007
Mass X Precipitation since hatching	0.669	0.157	4.250	<0.001
Mass X Water bodies 500m	0.476	0.188	2.531	0.011
Wing length				
(Intercept)	10.257	0.499	20.536	<0.001
Wing length	2.472	0.193	12.797	<0.001
Temperatures since hatching	-0.570	0.279	2.044	0.041
Bogs (5 Km)	0.279	0.301	0.927	0.35
Extensive cultures (5 Km)	-0.575	0.274	2.098	0.036
Date	0.187	0.288	0.649	0.52
Wing length X Date	0.574	0.173	3.317	0.001
Wing length X Bogs (5 Km)	0.434	0.190	2.282	0.022
Wing length X Extensive cultures (5 Km)	-0.826	0.196	4.211	<0.001

Brood identity was included as a random effect and all environmental variables, as well as morphological trait values and date were standardized (see text for details).

Table S2.3. Sequential analyses assessment of fluctuation of linear selection differentials on Tree swallow nestling's morphological trait according to environmental conditions and date.

		df	Log likelihood	LRT	P
Mass					
Linear					
<i>Sex</i>					
	Without sex interaction	4	-1035.4		
	With sex interaction	5	-1033.1	4.69	0.030
<i>Julian day</i>					
	Without julian day interaction	4	-1040.0		
	With julian day interaction	5	-1034.1	11.91	0.001
<i>Temperatures during the previous 2 days</i>					
	Without temperatures during the previous 2 days interaction	4	-1041.4		
	With temperatures during the previous 2 days interaction	5	-1031.8	19.30	<0.001
<i>Precipitation since hatching</i>					
	Without precipitation since hatching interaction	4	-1043.7		
	With precipitation since hatching interaction	5	-1035.1	17.14	<0.001
<i>Water bodies (500m)</i>					
	Without water bodies interaction	4	-1043.6		
	With water bodies interaction	5	-1042.7	1.80	0.18
Non-linear					
<i>Sex</i>					
	Without sex interaction	5	-1021.0		
	With sex interaction	6	-1020.3	1.35	0.24
<i>Julian day</i>					
	Without julian day interaction	5	-1023.1		
	With julian day interaction	6	-1021.4	3.33	0.07
<i>Temperatures during the previous 2 days</i>					
	Without temperatures during the previous 2 days interaction	5	-1024.0		
	With temperatures during the previous 2 days interaction	6	-1021.1	5.85	0.016

Table S2.3. (continued)*Precipitation since hatching*

	Without precipitation since hatching interaction	5	-1026.0		
	With precipitation since hatching interaction	6	-1023.3	5.29	0.021
<i>Water bodies (500m)</i>	Without water bodies interaction	5	-1025.9		
	With water bodies interaction	6	-1024.1	3.74	0.05

Wing length
Linear

<i>Julian day</i>	Without julian day interaction	4	-1055.9		
	With julian day interaction	5	-1050.5	10.89	0.001
<i>Extensive cultures (5Km)</i>	Without extensive cultures interaction	4	-1059.8		
	With extensive cultures interaction	5	-1051.2	17.09	<0.001
<i>Bogs (5Km)</i>	Without bogs interaction	4	-1059.8		
	With bogs interaction	5	-1059.4	0.96	0.33

Non-linear

<i>Julian day</i>	Without julian day interaction	5	-1053.2		
	With julian day interaction	6	-1050.9	4.59	0.032
<i>Extensive cultures (5Km)</i>	Without extensive cultures interaction	5	-1057.2		
	With extensive cultures interaction	6	-1049.6	15.26	<0.001
<i>Bogs (5Km)</i>	Without bogs interaction	5	-1057.3		
	With bogs interaction	6	-1056.6	1.32	0.25

Table S2.4. Linear and non-linear selection differentials on Tree swallow nestling's morphological trait according to environmental conditions and date.

Trait	Variable	<i>i</i>	<i>j</i>
Mass	Date	0.027 ± 0.003	-0.011 ± 0.010
	Sex	-0.003 ± 0.007	0.052 ± 0.030
	Temperatures during the previous 2 days	0.031 ± 0.004	-0.073 ± 0.015
	Precipitation since hatching	0.001 ± 0.004	-0.059 ± 0.018
	Water bodies (500m)	0.005 ± 0.003	-0.056 ± 0.015
Wing length	Date	0.028 ± 0.003	-0.113 ± 0.016
	Extensive cultures (5Km)	-0.011 ± 0.004	0.097 ± 0.020
	Bog (5Km)	0.003 ± 0.003	-0.002 ± 0.017

Differentials acting on nestling's mass according to sex are also presented as they were included in the list of significant fledging determinants (See Table S2.1). Effects and their significance were obtained using a model with a different error structure (see text for details). Bold estimates are significant.

Table S3.1. Sequential analyses assessment of fluctuation of linear selection gradients on tree swallow nestling morphological traits according to environmental conditions and date.

		df	Log likelihood	LRT	P
<i>All environmental variables together</i>					
A	Without all environmental variables interactions	10	-1006.5	58.81	<0.001
	With all environmental variables interactions	22	-977.0		
B	Without all environmental variables X wing length interactions	16	-985.7	17.38	0.008
	Without all environmental variables X mass interactions	16	-993.9	33.80	<0.001
<i>Date</i>					
A	Without date interaction	5	-1011.1	11.41	0.003
	With date interaction	7	-1005.4		
B	Without date X wing length interaction	6	-1006.0	1.30	0.25
	Without date X mass interaction	6	-1007.2	3.62	0.06
<i>Weather variables</i>					
<i>Temperatures of the previous 2 days</i>					
A	Without temperatures of the previous 2 days interaction	5	-1010.1	6.46	0.040
	With temperatures of the previous 2 days interaction	7	-1006.9		
B	Without temperatures of the previous 2 days X wing length interaction	6	-1007.3	0.96	0.33
	Without temperatures of the previous 2 days X mass interaction	6	-1008.2	2.73	0.10
<i>Precipitation since hatching</i>					
A	Without precipitation since hatching interaction	5	-1014.8	18.07	<0.001
	With precipitation since hatching interaction	7	-1005.8		
B	Without precipitation since hatching X wing length interaction	6	-1008.9	6.23	0.013
	Without precipitation since hatching X mass interaction	6	-1014.6	17.75	<0.001
<i>Temperature since hatching</i>					
A	Without temperatures since hatching interaction	5	-1008.6	15.54	<0.001
	With temperatures since hatching interaction	7	-1000.8		
B	Without temperatures since hatching X wing length interaction	6	-1003.8	5.99	0.014
	Without temperatures since hatching X mass interaction	6	-1002.0	2.28	0.13
<i>Landcover variables</i>					
<i>Extensive cultures (5Km)</i>					
A	Without extensive cultures interaction	5	-1014.8	14.03	0.001

	With extensive cultures interaction	7	-1007.8		
B	Without extensive cultures X wing length interaction	6	-1012.9	10.20	0.001
	Without extensive cultures X mass interaction	6	-1007.8	0.12	0.73

Table S3.1. (Continued)

Water bodies (500m)

A	Without water bodies interaction	5	-1014.9	7.63	0.022
	With water bodies interaction	7	-1011.1		
B	Without water bodies X wing length interaction	6	-1011.1	0.03	0.85
	Without water bodies X mass interaction	6	-1013.4	4.72	0.030

(A) The effect of adding the interactions between the environmental variable and both morphological traits. If significant, (B) the effect of the interaction between each trait and the environmental variable independently of the other interaction

Table S3.2. Sequential analyses assessment of fluctuation of non-linear quadratic and correlational selection gradients on tree swallow nestling morphological trait according to environmental conditions and date.

		df	Log likelihood	LRT	P
Non-linear quadratic selection					
<i>All environmental variables together</i>					
A	Without all environmental variables interactions	13	-992.9	32.35	0.001
	With all environmental variables interactions	25	-976.8		
B	Without all environmental variables X wing length interactions	19	-982.9	12.19	0.06
	Without all environmental variables X mass interactions	19	-984.8	16.02	0.014
<i>Date</i>					
A	Without date interaction	8	-997.1	3.65	0.16
	With date interaction	10	-995.2		
Weather variables					
<i>Temperatures of the previous 2 days</i>					
A	Without temperatures of the previous 2 days interaction	8	-996.0	4.01	0.13
	With temperatures of the previous 2 days interaction	10	-994.0		
<i>Precipitation since hatching</i>					
A	Without precipitation since hatching interaction	8	-1000.0	5.12	0.08
	With precipitation since hatching interaction	10	-997.5		
<i>Temperatures since hatching</i>					
A	Without temperatures since hatching interaction	8	-994.6	12.30	0.002
	With temperatures since hatching interaction	10	-988.5		
B	Without temperatures since hatching X wing length interaction	9	-990.0	2.94	0.09
	Without temperatures since hatching X mass interaction	9	-990.4	3.72	0.05
Landcover variables					
<i>Extensive cultures (5Km)</i>					
A	Without extensive cultures interaction	8	-1000.0	7.19	0.027
	With extensive cultures interaction	10	-996.4		
B	Without extensive cultures X wing length interaction	9	-999.4	6.03	0.014
	Without extensive cultures X mass interaction	9	-996.4	0.08	0.77
<i>Water bodies (500m)</i>					
A	Without water bodies interaction	8	-1000.1	8.23	0.016
	With water bodies interaction	10	-996.0		
B	Without water bodies X wing length interaction	9	-996.2	0.39	0.53
	Without water bodies X mass interaction	9	-998.3	4.76	0.029
Non-linear correlational selection					
<i>All environmental variables together</i>					
	Without all environmental variables interactions	13	-992.9	36.57	<0.001
	With all environmental variables interactions	19	-974.7		

Table S3.2. (Continued)

<i>Date</i>					
Without date interaction	8	-997.1	2.53	0.11	
With date interaction	9	-995.8			
Weather variables					
<i>Temperatures of the previous 2 days</i>					
Without temperatures of the previous 2 days interaction	8	-996.0	6.95	0.008	
With temperatures of the previous 2 days interaction	9	-992.5			
<i>Precipitation since hatching</i>					
Without precipitation since hatching interaction	8	-1000.0	0.14	0.71	
With precipitation since hatching interaction	9	-999.9			
<i>Temperatures since hatching</i>					
Without temperatures since hatching interaction	8	-994.6	19.5 4	<0.001	
With temperatures since hatching interaction	9	-984.9			
Landcover variables					
<i>Water bodies (500m)</i>					
Without water bodies interaction	8	-1000.1	8.80	0.003	
With water bodies interaction	9	-995.7			
<i>Extensive cultures (5Km)</i>					
Without extensive cultures interaction	8	-1000.0	7.71	0.005	
With extensive cultures interaction	9	-996.1			

(A) The effect of adding the interactions between the environmental variable and both morphological traits. If significant, (B) the effect of the interaction between each trait and the environmental variable independently of the other interaction

Table S3.3. Sequential analyses assessment of fluctuation of linear, non-linear quadratic and non-linear correlational selection gradients on Tree swallow nestling's morphological trait according to environmental conditions and date when all environmental variables were analyzed together in the same model.

		df	Log likelihood	LRT	P
Linear selection					
<i>Date</i>					
A	Without date interaction	20	-978.6	3.19	0.20
	With date interaction	22	-977.0		
Weather variables					
<i>Temperatures of the previous 2 days</i>					
A	Without temperatures of the previous 2 days interaction	20	-978.9	3.65	0.16
	With temperatures of the previous 2 days interaction	22	-977.0		
<i>Precipitation since hatching</i>					
A	Without precipitation since hatching interaction	20	-989.2	24.34	<0.001
	With precipitation since hatching interaction	22	-977.0		
B	Without precipitation since hatching X wing length interaction	21	-979.6	5.04	0.025
	Without precipitation since hatching X mass interaction	21	-989.2	24.31	<0.001
<i>Temperature since hatching</i>					
A	Without temperatures since hatching interaction	20	-978.9	3.80	0.15
	With temperatures since hatching interaction	22	-977.0		
Landcover variables					
<i>Extensive cultures (5Km)</i>					
A	Without extensive cultures interaction	20	-981.2	8.28	0.016
	With extensive cultures interaction	22	-977.0		
B	Without extensive cultures X wing length interaction	21	-979.8	5.46	0.020
	Without extensive cultures X mass interaction	21	-977.1	0.17	0.68
<i>Water bodies (500m)</i>					
A	Without water bodies interaction	20	-979.8	5.49	0.06
	With water bodies interaction	22	-977.0		
Non-linear quadratic selection					
<i>Date</i>					
A	Without date interaction	23	-977.7	1.80	0.41
	With date interaction	25	-976.8		

Table S3.3. (Continued)

Weather variables					
<i>Temperatures of the previous 2 days</i>					
A	Without temperatures of the previous 2 days interaction	23	-977.0	0.42	0.81
	With temperatures of the previous 2 days interaction	25	-976.8		
<i>Precipitation since hatching</i>					
A	Without precipitation since hatching interaction	23	-979.7	5.77	0.06
	With precipitation since hatching interaction	25	-976.8		
<i>Temperatures since hatching</i>					
A	Without temperatures since hatching interaction	23	-980.1	6.75	0.034
	With temperatures since hatching interaction	25	-976.8		
B	Without temperatures since hatching X wing length interaction	24	-978.2	2.87	0.09
	Without temperatures since hatching X mass interaction	24	-977.4	1.22	0.27
Landcover variables					
<i>Extensive cultures (5Km)</i>					
A	Without extensive cultures interaction	23	-978.5	3.39	0.18
	With extensive cultures interaction	25	-976.8		
<i>Water bodies (500m)</i>					
A	Without water bodies interaction	23	-979.1	4.69	0.10
	With water bodies interaction	25	-976.8		
Non-linear correlational selection					
<i>Date</i>					
	Without date interaction	18	-975.1	0.89	0.34
	With date interaction	19	-974.7		
Weather variables					
<i>Temperatures of the previous 2 days</i>					
	Without temperatures of the previous 2 days interaction	18	-974.9	0.42	0.52
	With temperatures of the previous 2 days interaction	19	-974.7		
<i>Precipitation since hatching</i>					
	Without precipitation since hatching interaction	18	-976.3	3.20	0.07
	With precipitation since hatching interaction	19	-974.7		
<i>Temperatures since hatching</i>					
	Without temperatures since hatching interaction	18	-981.3	13.27	<0.001
	With temperatures since hatching interaction	19	-974.7		
Landcover variables					
<i>Extensive cultures (5Km)</i>					
	Without extensive cultures interaction	18	-977.1	4.92	0.027
	With extensive cultures interaction	19	-974.7		

Table S3.3. (*Continued*)

<i>Water bodies (500m)</i>				
Without water bodies interaction	18	-978.0	6.62	0.010
With water bodies interaction	19	-974.7		

(A) The effect of adding the interactions between the environmental variable and both morphological traits. If significant, (B) the effect of the interaction between each trait and the environmental variable independently of the other interaction

Table S4. Selection gradients on Tree swallow nestling's morphological trait according to environmental conditions and date.

Variable	Trait	β^{\dagger}			β^{\ddagger}		
Date	Mass	0.026	±	0.003	0.022	±	0.004
	Wing length	0.021	±	0.003	0.006	±	0.004
Temperatures previous 2 days	Mass	0.031	±	0.004	0.031	±	0.004
	Wing length	0.016	±	0.003	0.001	±	0.004
Precipitation since hatching	Mass	0.004	±	0.003	0.003	±	0.004
	Wing length	0.002	±	0.003	0.001	±	0.004
Temperatures since hatching	Mass	0.034	±	0.004	0.028	±	0.004
	Wing length	0.026	±	0.003	0.012	±	0.004
Extensive cultures (5Km)	Mass	-0.014	±	0.004	-0.012	±	0.004
	Wing length	-0.009	±	0.003	-0.003	±	0.004
Water bodies (500m)	Mass	0.001	±	0.004	0.002	±	0.004
	Wing length	-0.001	±	0.004	-0.003	±	0.004

β : linear, γ_{ii} :non-linear quadratic, γ_{ij} : non-linear correlational. Effects and their significance were obtained using a model with a different error structure (see text for details). Bold estimates are significant.

[†] Obtained by including only one Trait X Environment interaction in the model, according to Table S3.1 and Table S3.2

[‡] Obtained by including both Trait X Environment interactions in the same model

Table S4. (Continued)

Variable	Trait	γ_{ii}^{\dagger}		γ_{ii}^{\ddagger}		γ_{ij}
Date	Mass	-0.012	± 0.010	0.011	± 0.013	-0.004 \pm 0.002
	Wing length	-0.047	± 0.016	-0.058	± 0.020	
Temperatures previous 2 days	Mass	-0.074	± 0.015	-0.070	± 0.017	-0.011 \pm 0.003
	Wing length	-0.053	± 0.020	-0.011	± 0.022	
Precipitation since hatching	Mass	-0.054	± 0.015	-0.049	± 0.018	-0.007 \pm 0.002
	Wing length	-0.042	± 0.018	-0.012	± 0.021	
Temperatures since hatching	Mass	-0.073	± 0.015	-0.046	± 0.017	-0.016 \pm 0.003
	Wing length	-0.101	± 0.019	-0.073	± 0.021	
Extensive cultures (5Km)	Mass	-0.001	± 0.015	-0.030	± 0.018	0.004 \pm 0.002
	Wing length	0.051	± 0.020	0.071	± 0.023	
Water bodies (500m)	Mass	-0.059	± 0.018	-0.065	± 0.020	-0.005 \pm 0.003
	Wing length	-0.018	± 0.022	0.017	± 0.025	

β : linear, γ_{ii} :non-linear quadratic, γ_{ij} : non-linear correlational. Effects and their significance were obtained using a model with a different error structure (see text for details). Bold estimates are significant.

† Obtained by including only one Trait X Environment interaction in the model, according to Table S3.1 and Table S3.2

‡ Obtained by including both Trait X Environment interactions in the same model

S5. Univariate analyses

All 3-Dimensional plots presented in the main manuscript were also formatted as contour plots (with the R function *filled.contour*) and are presented in this section to facilitate results' visualisation and interpretation.

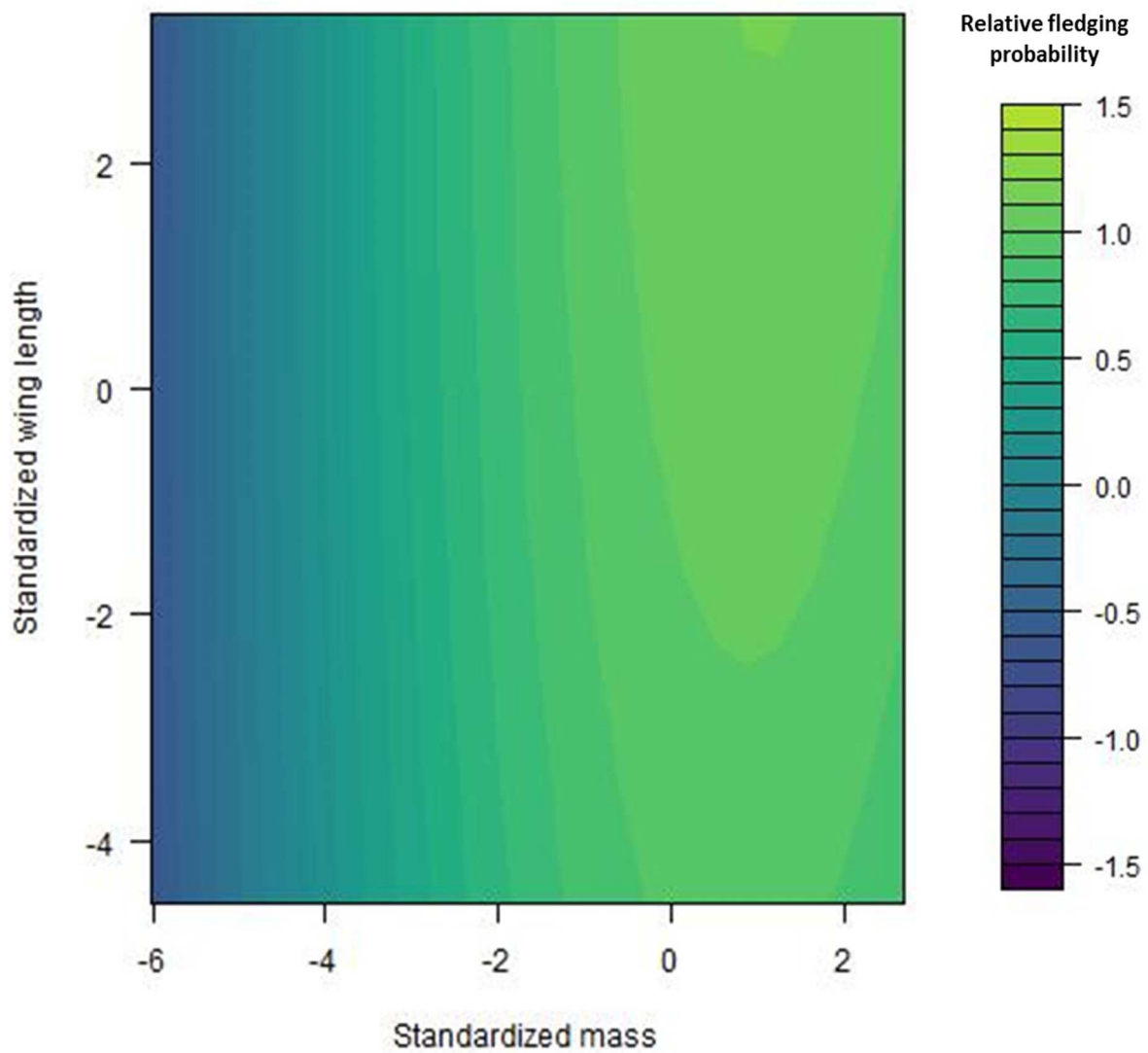


Figure S5.1. Global portrait of selection acting on morphological traits of 12-days old tree swallow nestlings.

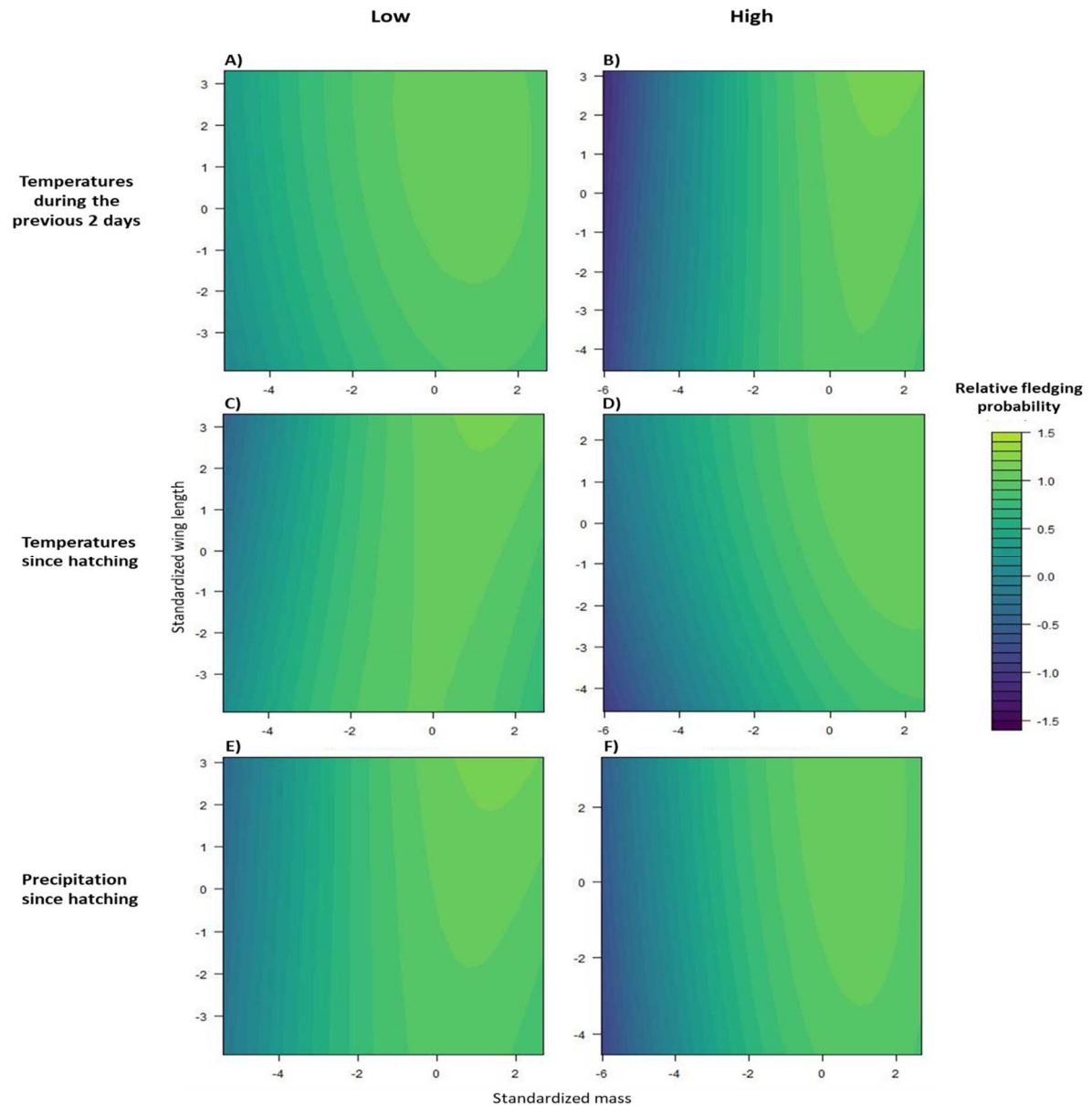


Figure S5.2. Portrait of selection acting on 12 days-old nestling traits in different weather conditions.

A) Low temperatures during the previous 2 days, B) high temperatures during the previous 2 days, C) low temperatures since hatching, D) high temperatures since hatching, E) low precipitation since hatching and F) high precipitation since hatching. For illustration purposes, we used the median of the environmental determinant to separate low vs. high conditions.

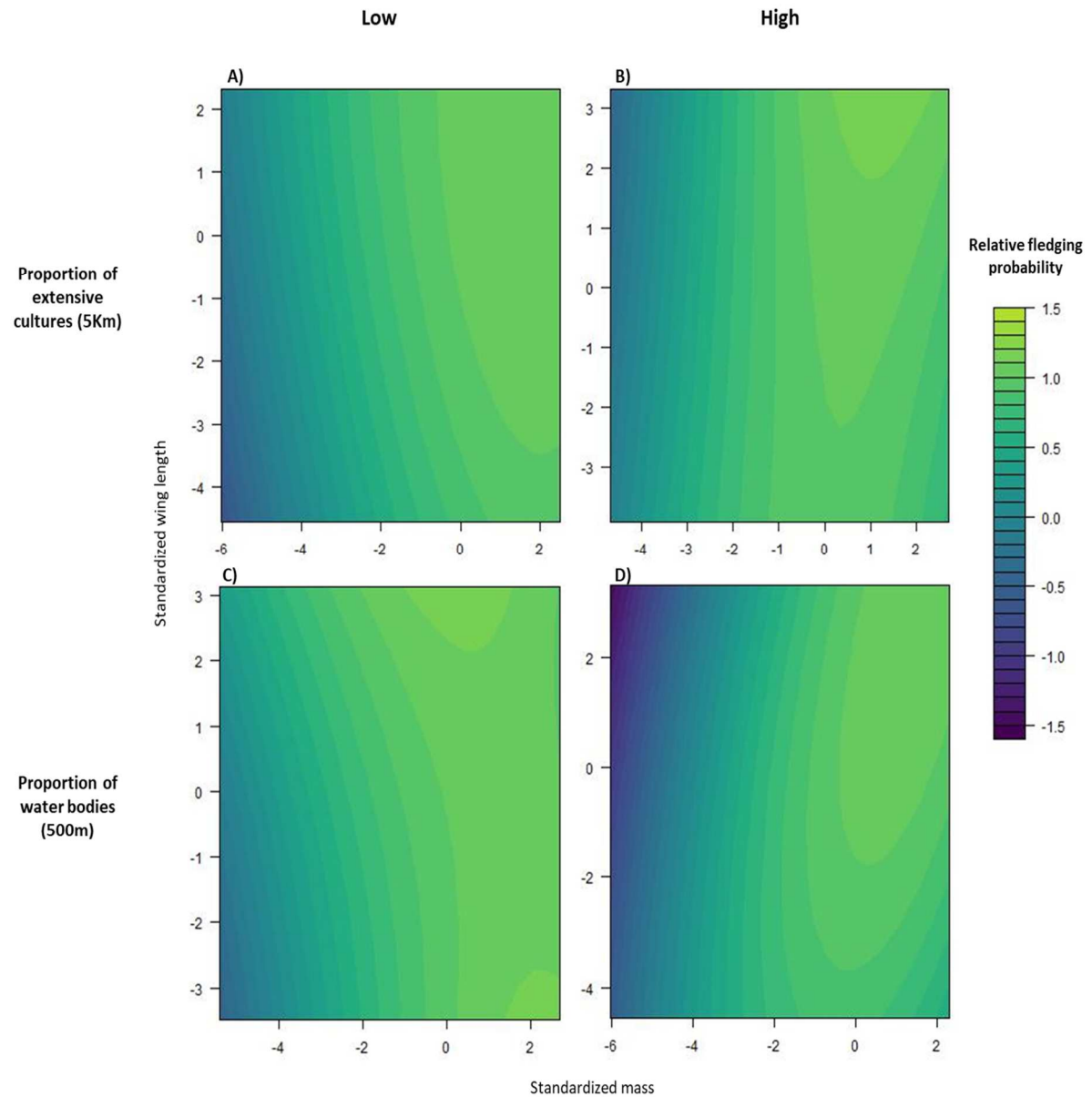


Figure S5.3. Portrait of selection acting on 12 days-old nestling traits in different landcover conditions.

A) Low proportion of extensive cultures in a 5-km radius, B) high proportion of extensive cultures in a 5-km radius, C) low proportion of water bodies in a 500-m radius and D) high proportion of water bodies in a 500-m radius. For illustration purposes, we used the median of the environmental determinant to separate low vs. high conditions.

CHAPITRE 3

DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSION

3.1 Retour sur les objectifs et résultats

Les fluctuations spatiales de la sélection naturelle ont rarement été étudiées de manière multivariée, à long terme, à des échelles spatiales suffisamment grandes, avec des effectifs adéquats et en tenant compte des composantes non linéaires de la sélection (Caruso *et al.*, 2017; Siepielski *et al.*, 2017). L'objectif principal de ce projet était donc de déterminer l'impact de l'hétérogénéité spatiale sur les patrons de sélection naturelle agissant sur les traits morphologiques des oisillons d'une population d'Hirondelle bicolore du sud du Québec. Pour ce faire, des patrons de sélection globaux chez les oisillons de 12 jours ont d'abord été déterminés, puis les déterminants environnementaux de la survie de ces oisillons ont été identifiés. Finalement, les patrons de sélection agissant sur les traits des oisillons ont été réévalués en tenant compte des déterminants environnementaux afin d'identifier l'impact des fluctuations environnementales sur la sélection naturelle. Notre étude est l'une des premières à inclure tous ces facteurs au sein d'une analyse de sélection, ce qui nous a permis d'obtenir un portrait complet des fluctuations spatiales de la sélection naturelle agissant sur la masse et la longueur d'aile des oisillons dans notre système d'étude. Par le fait même, nous avons réussi à montrer que les composantes linéaires et non linéaires de la sélection sont affectées par les conditions environnementales telles que le climat et le paysage. En plus d'être novateurs, nos résultats pourraient être particulièrement importants en termes de biologie de la conservation, puisqu'ils ont permis d'identifier des sources environnementales de fluctuation de la sélection naturelle chez une espèce en proie à un fort déclin de ses populations depuis les dernières décennies (Michel *et al.*, 2016; Nebel *et al.*, 2010; Shutler *et al.*, 2012; Smith *et al.*, 2015).

3.1.1 *Patrons de sélection globaux*

De manière globale, des gradients de sélection linéaires positifs ont été trouvés pour la masse corporelle et la longueur d'aile des oisillons de 12 jours, indiquant que de plus grands traits morphologiques seraient associés à une probabilité d'envol relative plus élevée, ce qui a également été montré par plusieurs autres études chez l'Hirondelle bicolore et chez d'autres espèces (Bourret *et al.*, 2017; Maness et Anderson, 2013; Tinbergen et Boerlijst, 1990). La sélection détectée sur la masse corporelle des oisillons était plus de trois fois plus forte que celle agissant sur leur longueur d'aile. Ce résultat pourrait être expliqué par le fait que, contrairement à la masse corporelle, la sélection agissant sur la longueur d'aile des oisillons serait plus forte plus tard dans leur développement qu'à 12 jours, soit lorsque leur longueur d'aile devient un facteur critique à leur survie, comme c'est le cas à partir de leur envol (Bourret *et al.*, 2017; Jones *et al.*, 2017; Mainwaring *et al.*, 2011). Un gradient de sélection non linéaire quadratique négatif sur la masse corporelle des oisillons a également été détecté, suggérant de la sélection stabilisatrice sur ce trait, qui s'est avéré être optimal lorsque légèrement décentré vers les valeurs plus élevées. D'ailleurs une étude de Bourret *et al.* (2017) précédemment réalisée dans notre système d'étude a également montré qu'une sélection non linéaire quadratique négative agissait sur la masse des oisillons de l'Hirondelle bicolore âgés de 12 jours.

3.1.2 *Effets du sexe et de la date sur la survie et la sélection*

Au cours de la présente étude, plusieurs variables ont été identifiées comme ayant un impact sur la probabilité d'envol des oisillons et sur la sélection qui agit sur leurs traits morphologiques. Parmi ces variables, deux n'étaient pas d'origine environnementale. D'abord, le sexe des oisillons s'est avéré avoir un impact sur leur survie, les femelles ayant une probabilité d'envol légèrement plus élevée que celle des mâles. Ce résultat est corroboré par de nombreuses études chez diverses espèces d'oiseaux (Benito et González-Solís, 2007; Griffiths, 1992; Slagsvold *et*

al., 1986). Cependant, dans notre étude, le sexe des oisillons n'était pas en interaction avec leurs traits morphologiques, indiquant que les bénéfices d'avoir de grands traits sont généralement similaires pour les mâles et les femelles. La date a également été identifiée comme ayant un impact négatif sur la survie des oisillons et sur la sélection de viabilité qui agit sur leurs traits morphologiques. Les oisillons atteignant l'âge de 12 jours plus tard dans la saison avaient généralement une probabilité d'envol plus faible que les autres, ce qui était particulièrement vrai pour les oisillons les plus légers. Ces résultats concordent avec ceux de Millet *et al.* (2015), qui suggèrent qu'une ponte hâtive augmenterait le succès de nidification des femelles de l'Hirondelle bicolor, un phénomène fréquemment observé chez d'autres espèces, et qui pourrait être expliqué par une diminution de la disponibilité de nourriture plus tard dans la saison, limitant ainsi l'accès à cette ressource aux oisillons nés plus tard (Bellavance *et al.*, 2018; Brown and Brown, 1999; Norris, 1993; Rioux Paquette *et al.*, 2013).

3.1.3 Effets de l'environnement sur la survie et la sélection

Dans cette étude nous avons montré que l'environnement a un impact majeur sur la survie et la sélection de viabilité agissant sur les oisillons de l'Hirondelle bicolor. Il a également été montré que, tant les composantes linéaires, que les composantes non linéaires de la sélection naturelle peuvent être influencées par les conditions environnementales. Pour ce qui est du climat, les températures élevées et les précipitations abondantes sembleraient favoriser une sélection linéaire plus forte sur les traits des oisillons, provoquant un taux de survie inférieur dans ces conditions. Pour ce qui est des composantes du paysage, l'intensité agricole serait l'élément ayant l'impact le plus important sur la sélection linéaire, cette dernière étant moins forte dans les zones de cultures extensives.

Plus précisément, la température et les précipitations affecteraient positivement la relation entre la probabilité d'envol des oisillons, ainsi que leur masse et la longueur de leur aile. Ces résultats

indiquent que les oisillons les plus petits et légers seraient généralement plus vulnérables aux températures élevées et aux fortes précipitations que les oisillons plus grands et lourds. De plus, une sélection légèrement stabilisatrice associée aux températures élevées agirait sur la masse et la longueur d'aile des oisillons et une interaction négative entre la température et la sélection non linéaire corrélacionnelle suggérerait que les températures élevées pourraient causer une association négative entre la masse et la longueur d'aile. Plusieurs études ont montré que les changements de température à court terme peuvent avoir un impact majeur sur les insectivores aériens, notamment en modifiant l'abondance d'insectes volants (Griebel et Dawson, 2018; McCarty et Winkler, 1999). Par contre, les impacts de la température sur la survie des oisillons rapportés dans la littérature sont souvent contradictoires : certaines études suggèrent que les températures élevées sont plus avantageuses (McCarty, 2001; Winkler *et al.*, 2013), alors que d'autres rapportent des effets négatifs de ces dernières sur la survie des oisillons (Aljanabi et Martinez, 1997; Murphy, 1985; Salaberria *et al.*, 2014). Ces contradictions pourraient être issues de différences de températures ambiantes entre les études. Effectivement, il ne serait pas surprenant que lorsque la température ambiante est élevée, une augmentation de la température provoque des effets négatifs chez les oisillons et que lorsque la température ambiante est faible, une diminution de celle-ci ait un effet similaire chez les oisillons. Dans la présente étude, l'effet négatif des températures élevées sur la survie des oisillons pourrait être expliqué par une température plus chaude à l'intérieur des nichoirs qu'à l'extérieur (McComb et Noble, 1981; Ropert-Coudert *et al.*, 2004) et par le fait que, chez l'Hirondelle bicolore, les oisillons âgés de 12 jours ont généralement récemment acquis la capacité à thermoréguler indépendamment (Marsh, 1980). Ainsi, ils pourraient être particulièrement vulnérables aux températures élevées, car incapables de bien ajuster leur température interne comparativement à des oisillons plus vieux. Ils pourraient également présenter une réponse immunitaire plus faible se soldant par une moins bonne survie lorsqu'il fait chaud (Pigeon *et al.* 2012). Pour ce qui est des précipitations, la relation négative entre la survie des oisillons et ces dernières a été documentée par plusieurs études chez l'Hirondelle bicolore, mais aussi chez d'autres espèces et semblerait associée à la diminution de l'abondance d'insectes ou de la disponibilité de proies lors de précipitations et à l'impact négatif qu'elles peuvent avoir sur la capacité de vol des parents (Anctil *et al.*, 2014; Cox *et al.*, 2019; Dinsmore *et al.*, 2002; Finlay, 1976; Griebel et Dawson, 2018; Kosicki, 2012;

McClure, 1938; Siepielski *et al.*, 2017; Takagi, 2001). Toutes ces raisons pourraient expliquer une sélection linéaire plus forte sur les traits morphologiques des oisillons lorsque les températures sont élevées et que les précipitations sont abondantes. Ces résultats sont particulièrement inquiétants étant donné le réchauffement climatique et la tendance globale pour des précipitations de plus en plus abondantes (Donat *et al.*, 2013; Rahmstorf et Coumou, 2011).

Du côté des variables du paysage, ce serait principalement l'intensité agricole qui modifierait les patrons de sélection naturelle agissant sur les traits morphologiques des oisillons. Les zones où l'agriculture est extensive seraient plus favorables à la survie des oisillons que les zones où l'agriculture est intensive, puisque la sélection y agirait moins fortement. Un patron de sélection diversifiant associé aux cultures extensives indiquerait également qu'en plus de modifier la force de la sélection naturelle, l'intensité agricole aurait le potentiel d'en modifier la direction. La sélection corrélacionnelle positive associée aux cultures extensives suggérerait également que la corrélation entre la masse des oisillons et leur longueur d'aile serait plus forte en culture extensive, rendant encore plus avantageux le fait d'avoir de plus grands traits morphologiques. Ces résultats sont appuyés par ceux de Ghilain et Bélisle (2008) et de Porlier *et al.* (2009) qui, dans le même système d'étude, ont montré que l'agriculture extensive avait un effet positif sur la survie des oisillons, qui pourrait être associé à une plus grande disponibilité d'insectes dans ces milieux au moment où la majorité des oisillons ont éclos et requièrent donc un accès important aux ressources alimentaires (Bellavance *et al.*, 2018; Rioux Paquette *et al.*, 2013). De plus, les cultures intensives sont généralement associées à des applications de pesticides et d'engrais chimiques aux effets potentiellement toxiques, qui pourraient diminuer la probabilité de survie des oisillons (Bishop *et al.*, 2000; Gibbons *et al.*, 2015; Stanton *et al.*, 2018). Notre étude montre également que les zones présentant un couvert d'eau important sembleraient désavantageuses pour les oisillons, et particulièrement pour ceux de faible masse, en plus d'avoir un impact négatif sur la sélection non linéaire quadratique et corrélacionnelle agissant sur les traits morphologiques de ces derniers. À première vue, ces résultats semblent surprenants, puisque les Hirondelles bicolores sont connues pour sélectionner les cours d'eau et les milieux humides pour capturer leurs proies (Robertson *et al.*, 1992) et que les oisillons ont

généralement une croissance plus rapide et une meilleure condition corporelle lorsqu'ils sont nourris à partir d'insectes aquatiques plutôt que d'insectes terrestres (Twining *et al.*, 2016, 2018). Nos résultats pourraient toutefois être expliqués par le fait que la présence de cours d'eau pourrait être associée à d'autres variables environnementales qui n'ont pas été considérées dans cette étude. Par exemple, les néonicotinoïdes, une variété d'insecticides à large spectre hautement solubles dans l'eau et dont la toxicité a été montrée chez de nombreuses espèces (Addy-Orduna *et al.*, 2019; Gibbons *et al.*, 2015; Lopez-Antia *et al.*, 2015; Morrissey *et al.*, 2015), pourraient s'accumuler dans les cours d'eau près des zones cultivées, tel qu'il l'a été montré pour la région de la Montérégie (Giroux, 2019; Montiel-León *et al.*, 2019), et y contaminer les invertébrés aquatiques (Morrissey *et al.*, 2015). Ces derniers pourraient ensuite contaminer les oisillons, lorsqu'ils sont ingérés lors du nourrissage (Haroune *et al.*, 2015), ce qui pourrait mener à une survie inférieure des jeunes dans les zones à couvert d'eau important. Toutefois, il est important de considérer ce dernier résultat avec prudence, puisque la proportion de couvert d'eau incluse dans nos analyses est souvent faible ou nulle et qu'elle présente peu de variabilité (0-8,2 %). Ces résultats demeurent toutefois alarmants puisque nous sommes présentement dans une ère d'intensification des activités agricoles (Benton *et al.*, 2003; Godfray *et al.*, 2010), ce qui pourrait indiquer que de moins en moins d'habitats présentant des conditions favorables aux oisillons sont disponibles, et que, bien que généralement décrits comme favorables pour les oisillons, les cours d'eau à proximité des zones agricoles pourraient avoir un impact négatif sur les oisillons en raison de leur potentielle toxicité. Nos résultats soulignent donc l'impact majeur que peuvent avoir certaines activités anthropiques sur l'évolution et la survie des espèces et, plus précisément, ont permis d'identifier certains facteurs environnementaux pouvant influencer la survie des oisillons de l'Hirondelle bicolor.

3.2 Limitations du projet et perspectives futures

3.2.1 Biais potentiels

Notre étude visait à identifier les facteurs environnementaux pouvant influencer la sélection agissant sur les traits des oisillons et à quantifier ces fluctuations. Afin de quantifier la sélection naturelle, il est nécessaire de déterminer la valeur adaptative relative des individus. Comme la valeur adaptative réelle des individus est difficile à déterminer, cette dernière peut généralement être estimée par des variables plus faciles à mesurer, tels que le nombre de jeunes produits ou la survie de l'individu (Thompson *et al.*, 2011; Wilder *et al.*, 2016). Pour la présente étude, la valeur adaptative relative nécessaire à la quantification de la sélection de viabilité a été estimée à partir de la probabilité de survie relative des oisillons de l'éclosion jusqu'à l'âge de 16 jours (c.-à-d. dernière manipulation des oisillons avant l'envol, donc également désignée comme survie jusqu'à l'envol). Cet aspect pourrait représenter une limitation de notre étude, puisque la survie jusqu'à l'envol n'est pas nécessairement représentative de la survie réelle des individus jusqu'au recrutement. Effectivement, il est probable que de nombreux individus ayant survécu jusqu'à l'envol soient morts suite à leur sortie du nid, principalement dans les premières semaines suivant leur envol (Keedwell, 2003). Ces premières semaines d'indépendance engendrent souvent une forte mortalité, principalement à cause de la vulnérabilité à la prédation des oisillons, comme le montrent de nombreuses études chez plusieurs espèces d'oiseaux (Adalsteinsson *et al.*, 2018; Keedwell, 2003; Naef-Daenzer *et al.*, 2001). Cette mortalité post-envol pourrait également être influencée par les traits des individus. Par exemple, des études ont suggéré que les individus s'envolant plus tôt dans la saison et ayant de plus gros traits morphologiques à l'envol pourraient être moins susceptibles de mourir à leur sortie du nid (Keedwell, 2003; Naef-Daenzer *et al.*, 2001). Ainsi, il est probable que la valeur adaptative moyenne des individus dans notre population soit biaisée, présentant des probabilités de survie moyenne plus forte qu'elles ne le sont en réalité. Malheureusement, il n'y a aucun moyen de contrôler pour ce phénomène dans notre système, puisque le suivi des oisillons y cesse dès qu'ils

atteignent l'âge de 16 jours. Il est toutefois pertinent de demeurer conscient de cet aspect et de comprendre que les estimations de sélection présentées dans cette étude pourraient être légèrement modifiées si la survie après l'envol des oisillons était utilisée pour déterminer leur valeur adaptative.

La présente étude pourrait également présenter un biais associé à l'utilisation de nichoirs artificiels. Ces derniers pourraient avoir un impact sur la survie et la sélection de viabilité des oisillons en modifiant leur exposition à certains agents de sélection par rapport aux oisillons issus de cavités naturelles. Ainsi, les effets de certaines variables environnementales sur les traits des oisillons pourraient être différents si ces derniers proviennent de cavités naturelles plutôt que de nichoirs. Par exemple, comme mentionné plus haut, la température à l'intérieur des nichoirs aurait tendance à être plus élevée que celle à l'extérieure (McComb et Noble, 1981; Ropert-Coudert *et al.*, 2004). Ainsi, les oisillons issus de nichoirs artificiels pourraient être plus sensibles aux températures élevées que les oisillons issus de cavités naturelles. De plus, lorsque les plumes des oisillons sont mouillées, leur capacité à thermoréguler serait affectée négativement, ce qui pourrait diminuer leur probabilité de survie (Nye, 1964). En limitant l'exposition aux précipitations des oisillons, les nichoirs artificiels pourraient donc également mitiger l'impact des précipitations sur leur survie. Les nichoirs pourraient également modifier la probabilité de parasitisme des nids étant donné qu'ils sont débarrassés des vieux nids à la fin de chaque saison de nidifications (Møller, 1989). Ainsi, les oisillons en nichoirs artificiels pourraient être moins exposés aux parasites que les autres. La prédation en nichoirs artificiels serait également fréquemment diminuée par rapport aux nids en cavités naturelles (Griffith *et al.*, 2008; Møller, 1989; Nilsson, 1984). Par exemple, une étude chez le Diamant mandarin (*Taeniopygia guttata*) a montré que l'utilisation de nichoirs artificiels par cette espèce permettait une diminution importante de la prédation des nids (passant de plus de 60 % de nids affectés par la prédation dans une étude précédente à moins de 2 % suite à l'installation de nichoirs) (Griffith *et al.*, 2008). Il a aussi été montré que les nichoirs artificiels peuvent promouvoir la colonisation d'habitats où les sites de nidification naturels de bonne qualité sont limités (comme c'est le cas dans certaines zones d'activités anthropiques tels que les terrains de golf), modifiant ainsi la

densité d'oiseaux dans certains habitats, en plus d'avoir un impact sur leur succès de nidification (Brazill-Boast *et al.*, 2013; Fiebler *et al.*, 2006; LeClerc *et al.*, 2005). L'utilisation de nichoirs artificiels peut donc avoir un impact positif sur la survie des oiseaux et leur établissement dans certains milieux autrement peu accessibles. Finalement, certaines études suggèrent que l'utilisation de nichoirs artificiels peut, dans certains cas, constituer en une trappe écologique. C'est le cas, par exemple, d'une étude chez le Rollier d'Europe (*Coracias garrulus*), où les individus utilisaient préférentiellement les nichoirs exposés et loin des zones anthropisées, mais où le succès reproducteur des individus était significativement plus bas dans les nichoirs exposés (Rodríguez *et al.*, 2011). Ainsi, les nichoirs préférés par les individus étaient généralement ceux menant au plus faible succès reproducteur, suggérant une trappe écologique dans les nichoirs exposés. Tous ces facteurs font que nos résultats auraient pu être différents si nos analyses avaient été réalisées à partir d'oisillons issus de cavités naturelles.

3.2.3 Composantes de la sélection à étudier dans le futur

Maintenant que des fluctuations spatiales de la sélection naturelle ont été identifiées chez les oisillons de l'Hirondelle bicolore, il serait pertinent d'évaluer les fluctuations temporelles de la sélection chez ces mêmes oisillons afin d'obtenir un portrait encore plus complet de la sélection agissant sur leurs traits de manière globale. Une étude considérant les fluctuations spatio-temporelles de la sélection pourrait être extrêmement pertinente, puisqu'elle pourrait permettre d'identifier et de comparer les fluctuations spatiales de la sélection au sein d'une seule année, et entre les différentes années (Siepielski *et al.*, 2013, 2017). Ainsi, il serait possible d'obtenir un portrait très détaillé de la sélection en combinant les aspects temporel et spatial. De plus, les fluctuations de sélection temporelles ont déjà été évaluées par Millet *et al.* (2015) chez les femelles adultes de notre système, mais pas chez les mâles. Il serait donc pertinent de le faire en plus d'évaluer les fluctuations spatiales de sélection chez tous les adultes, puisque la sélection n'agit pas de manière constante dans le développement des organismes (Bourret *et al.*, 2017; Millet *et al.*, 2015). Ainsi, il serait possible d'obtenir un portrait détaillé de la sélection naturelle

et de comment la sélection sur les traits d'un individu peut fluctuer au cours de son développement, mais aussi au travers des différentes années et conditions environnementales.

3. 3 Conclusion

Bien que la sélection naturelle soit très étudiée et généralement bien connue, la présente étude représente un élément important à la compréhension de ce phénomène. Étonnamment, à ce jour, très peu d'études ont quantifié l'impact que peuvent avoir les variations environnementales sur la sélection naturelle, et encore moins ont considéré l'effet des fluctuations d'un ensemble de conditions environnementales sur la sélection, tel qu'il l'a été fait ici (Garant *et al.*, 2007; MacColl, 2011). Notre étude souligne l'importance que peuvent avoir les variations environnementales sur les patrons de sélection naturelle, et met en évidence le fait que certaines composantes de la sélection peuvent être non détectées ou mal interprétées si l'impact de l'environnement est négligé lors d'une étude de sélection. Ces résultats contribuent à améliorer nos connaissances par rapport aux causes de la sélection naturelle, en mettant en lumière certains agents sélectifs importants chez les oisillons de l'Hirondelle bicolore. Ils contribuent aussi à notre compréhension de certaines conséquences de la sélection naturelle, tels que l'évolution des traits et l'impact que peuvent avoir les perturbations anthropiques de l'environnement sur la réponse évolutive des traits des individus d'une population sauvage. Cet aspect est particulièrement important pour les espèces à statut précaire, car une meilleure compréhension de leur potentiel évolutif pourrait contribuer à mettre sur pied des mesures de conservations plus adaptées et efficaces pour ces espèces (Hedrick, 2001; Stockwell *et al.*, 2003).

BIBLIOGRAPHIE

- Adalsteinsson, S.A., Buler, J.J., Bowman, J.L., D'Amico, V., Ladin, Z.S., and Shriver, W.G. (2018). Post-independence mortality of juveniles is driven by anthropogenic hazards for two passerines in an urban landscape. *J. Avian Biol.* 49, e01555.
- Addy-Orduna, L.M., Brodeur, J.C., and Mateo, R. (2019). Oral acute toxicity of imidacloprid, thiamethoxam and clothianidin in eared doves: A contribution for the risk assessment of neonicotinoids in birds. *Sci. Total Environ.* 650, 1216–1223.
- Alberti, M. (2015). Eco-evolutionary dynamics in an urbanizing planet. *Trends Ecol. Evol.* 30, 114–126.
- Aljanabi, S.M., and Martinez, I. (1997). Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques. *Nucleic Acids Res.* 25, 4692–4693.
- Amadon, D. (1943). Bird Weights as an Aid in Taxonomy. *Wilson Bull.* 55, 164–177.
- Anctil, A., Franke, A., and Bêty, J. (2014). Heavy rainfall increases nestling mortality of an arctic top predator: experimental evidence and long-term trend in peregrine falcons. *Oecologia* 174, 1033–1043.
- Arbeiter, S., Schulze, M., Tamm, P., and Hahn, S. (2016). Strong cascading effect of weather conditions on prey availability and annual breeding performance in European bee-eaters *Merops apiaster*. *J. Ornithol.* 157, 155–163.
- Baldwin, J.M. (1896). A New Factor in Evolution. *Am. Nat.* 30, 441–451.
- Bélanger, L., and Grenier, M. (2002). Agriculture intensification and forest fragmentation in the St. Lawrence valley, Québec, Canada. *Landsc. Ecol.* 17, 495–507.
- Bell, G. (2010). Fluctuating selection: the perpetual renewal of adaptation in variable environments. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 365, 87–97.
- Bellavance, V., Bélisle, M., Savage, J., Pelletier, F., and Garant, D. (2018). Influence of agricultural intensification on prey availability and nestling diet in Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*). *Can. J. Zool.* 96, 1053–1065.

- Benito, M.M., and González-Solís, J. (2007). Sex ratio, sex-specific chick mortality and sexual size dimorphism in birds. *J. Evol. Biol.* *20*, 1522–1530.
- Benton, T.G., Vickery, J.A., and Wilson, J.D. (2003). Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends Ecol. Evol.* *18*, 182–188.
- Bishop, C.A., Collins, B., Mineau, P., Burgess, N.M., Read, W.F., and Risley, C. (2000). Reproduction of cavity-nesting birds in pesticide-sprayed apple orchards in southern Ontario, Canada, 1988–1994. *Environ. Toxicol. Chem.* *19*, 588–599.
- Blows, M.W., and Brooks, R. (2003). Measuring Nonlinear Selection. *Am. Nat.* *162*, 815–820.
- Bourret, A., Bélisle, M., Pelletier, F., and Garant, D. (2017). Evolutionary potential of morphological traits across different life-history stages. *J. Evol. Biol.* *30*, 616–626.
- Brazill-Boast, J., Pryke, S.R., and Griffith, S.C. (2013). Provisioning habitat with custom-designed nest-boxes increases reproductive success in an endangered finch. *Austral Ecol.* *38*, 405–412.
- Brodie, E.D., Moore, A.J., and Janzen, F.J. (1995). Visualizing and quantifying natural selection. *Trends Ecol. Evol.* *10*, 313–318.
- Brown, C.R., and Brown, M.B. (1999). Fitness Components Associated with Laying Date in the Cliff Swallow. *The Condor* *101*, 230–245.
- Bryant, D.M. (1975). Breeding Biology of House Martins *Delichon Urbica* in Relation to Aerial Insect Abundance. *Ibis* *117*, 180–216.
- Butler, R.W. (1988). Population Dynamics and Migration Routes of Tree Swallows, *Tachycineta bicolor*, in North America (Dinámica de Poblaciones y Rutas de Migración de *Tachycineta bicolor* en Norte America). *J. Field Ornithol.* *59*, 395–402.
- Caruso, C.M., Martin, R.A., Sletvold, N., Morrissey, M.B., Wade, M.J., Augustine, K.E., Carlson, S.M., MacColl, A.D.C., Siepielski, A.M., and Kingsolver, J.G. (2017). What Are the Environmental Determinants of Phenotypic Selection? A Meta-analysis of Experimental Studies. *Am. Nat.* *190*, 363–376.
- Chamberlain, D.E., Cannon, A.R., Toms, M.P., Leech, D.I., Hatchwell, B.J., and Gaston, K.J. (2009). Avian productivity in urban landscapes: a review and meta-analysis. *Ibis* *151*, 1–18.
- Chapman, L.B. (1935). Studies of a Tree Swallow Colony. *Bird-Band.* *6*, 45–57.

- Charmantier, A., Perrins, C., McCleery, R.H., and Sheldon, B.C. (2006). Evolutionary Response to Selection on Clutch Size in a Long-Term Study of the Mute Swan. *Am. Nat.* 167, 453–465.
- Chevin, L.-M., Lande, R., and Mace, G.M. (2010). Adaptation, Plasticity, and Extinction in a Changing Environment: Towards a Predictive Theory. *PLOS Biol.* 8, e1000357.
- Clutton-Brock, T.H. (1986). Sex ratio variation in birds. *Ibis* 128, 317–329.
- Conner, J.K. (2001). How strong is natural selection? *Trends Ecol. Evol.* 16, 215–217.
- Cox, A.R., Robertson, R.J., Lendvai, Á.Z., Everitt, K., and Bonier, F. (2019). Rainy springs linked to poor nestling growth in a declining avian aerial insectivore (*Tachycineta bicolor*). *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 286, 20190018.
- Dakin, R., Ouyang, J.Q., Lendvai, Á.Z., Haussmann, M.F., Moore, I.T., and Bonier, F. (2016). Weather matters: begging calls are temperature- and size-dependent signals of offspring state. *Behaviour* 153, 871–896.
- Danchin, É., Giraldeau, L.-A., and Cézilly, F. (2005). *Écologie comportementale: cours et questions de réflexion* (Paris: Dunod).
- Darwin, C., and Wallace, A. (1858). On the Tendency of Species to form Varieties; and on the Perpetuation of Varieties and Species by Natural Means of Selection. *J. Proc. Linn. Soc. Lond. Zool.* 3, 45–62.
- Dinsmore, S.J., White, G.C., and Knopf, F.L. (2002). Advanced Techniques for Modeling Avian Nest Survival. *Ecology* 83, 3476–3488.
- Donat, M.G., Alexander, L.V., Yang, H., Durre, I., Vose, R., Dunn, R.J.H., Willett, K.M., Aguilar, E., Brunet, M., Caesar, J., et al. (2013). Updated analyses of temperature and precipitation extreme indices since the beginning of the twentieth century: The HadEX2 dataset. *J. Geophys. Res. Atmospheres* 118, 2098–2118.
- Endler, J.A. (1986). *Natural Selection in the Wild* (Princeton University Press).
- Fiehler, C.M., Tietje, W.D., and Fields, W.R. (2006). Nesting Success of Western Bluebirds (*Sialia mexicana*) Using Nest Boxes in Vineyard and Oak-Savannah Habitats of California. *Wilson J. Ornithol.* 118, 552–557.
- Finlay, J.C. (1976). Some Effects of Weather on Purple Martin Activity. *The Auk* 93, 231–244.

- Freemark, K.E., and Kirk, D.A. (2001). Birds on organic and conventional farms in Ontario: partitioning effects of habitat and practices on species composition and abundance. *Biol. Conserv.* 101, 337–350.
- Garant, D., Kruuk, L.E.B., McCleery, R.H., and Sheldon, B.C. (2007). The Effects of Environmental Heterogeneity on Multivariate Selection on Reproductive Traits in Female Great Tits. *Evolution* 61, 1546–1559.
- Ghilain, A., and Bélisle, M. (2008). Breeding Success of Tree Swallows Along a Gradient of Agricultural Intensification. *Ecol. Appl.* 18, 1140–1154.
- Gibbons, D., Morrissey, C., and Mineau, P. (2015). A review of the direct and indirect effects of neonicotinoids and fipronil on vertebrate wildlife. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 22, 103–118.
- Gibbs, H.L., and Grant, P.R. (1987). Oscillating selection on Darwin's finches. *Nature* 327, 511–513.
- Giroux, I. (2019). Présence de pesticides dans l'eau au Québec : Portrait et tendances dans les zones de maïs et de soya – 2015 à 2017, Québec, ministère de l'Environnement et de la Lutte contre les changements climatiques, Direction générale du suivi de l'état de l'environnement, 64 p. + 6 ann.
- Godfray, H.C.J., Beddington, J.R., Crute, I.R., Haddad, L., Lawrence, D., Muir, J.F., Pretty, J., Robinson, S., Thomas, S.M., and Toulmin, C. (2010). Food Security: The Challenge of Feeding 9 Billion People. *Science* 327, 812–818.
- Grant, P.R., and Grant, B.R. (1995). Predicting Microevolutionary Responses to Directional Selection on Heritable Variation. *Evolution* 49, 241–251.
- Grant, P.R., and Grant, B.R. (2002). Unpredictable Evolution in a 30-Year Study of Darwin's Finches. *Science* 296, 707–711.
- Griebel, I.A., and Dawson, R.D. (2018). Predictors of nestling survival during harsh weather events in an aerial insectivore, the Tree Swallow (*Tachycineta bicolor*). *Can. J. Zool.* 97, 81–90.
- Griffith, S.C., Pryke, S.R., and Mariette, M. (2008). Use of nest-boxes by the Zebra Finch (*Taeniopygia guttata*): implications for reproductive success and research. *Emu - Austral Ornithol.* 108, 311–319.
- Griffiths, R. (1992). Sex-biased mortality in the Lesser Black-backed Gull *Larus fuscus* during the nestling stage. *Ibis* 134, 237–244.

- Hainstock, M.H., Smith, M.C., Carr, J., and Shutler, D. (2010). Parental investment and brood value in tree swallows, *Tachycineta bicolor*. *Behaviour* 147, 441–464.
- Haroune, L., Cassoulet, R., Lafontaine, M.-P., Bélisle, M., Garant, D., Pelletier, F., Cabana, H., and Bellenger, J.-P. (2015). Liquid chromatography-tandem mass spectrometry determination for multiclass pesticides from insect samples by microwave-assisted solvent extraction followed by a salt-out effect and micro-dispersion purification. *Anal. Chim. Acta* 891, 160–170.
- Hayward, A.D., Pemberton, J.M., Berenos, C., Wilson, A.J., Pilkington, J.G., and Kruuk, L.E.B. (2018). Evidence for Selection-by-Environment but Not Genotype-by-Environment Interactions for Fitness-Related Traits in a Wild Mammal Population. *Genetics* 208, 349–364.
- Hedrick, P.W. (2001). Conservation genetics: where are we now? *Trends Ecol. Evol.* 16, 629–636.
- Hersch, E.I., and Phillips, P.C. (2004). Power and Potential Bias in Field Studies of Natural Selection. *Evolution* 58, 479–485.
- Hoffmann, A.A., and Hercus, M.J. (2000). Environmental Stress as an Evolutionary Force. *BioScience* 50, 217–226.
- Hogle, N.C., and Burness, G. (2014). Sex-specific environmental sensitivity is transient in nestling Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*). *J. Ornithol.* 155, 91–100.
- Jobin, B., Beaulieu, J., Grenier, M., Bélanger, L., Maisonneuve, C., Bordage, D., and Filion, B. (2003). Landscape changes and ecological studies in agricultural regions, Québec, Canada. *Landsc. Ecol.* 18, 575–590.
- Jones, J. (2003). Tree swallows (*tachycineta bicolor*): a new model organism? *The Auk* 120, 591–599.
- Jones, T.M., Ward, M.P., Benson, T.J., and Brawn, J.D. (2017). Variation in nestling body condition and wing development predict cause-specific mortality in fledgling dickcissels. *J. Avian Biol.* 48, 439–447.
- Keedwell, R.J. (2003). Does fledging equal success? Post-fledging mortality in the Black-fronted Tern. *J. Field Ornithol.* 74, 217–221.
- Kingsolver, J.G., and Pfennig, D.W. (2007). Patterns and Power of Phenotypic Selection in Nature. *BioScience* 57, 561–572.

Kingsolver, J.G., Hoekstra, H.E., Hoekstra, J.M., Berrigan, D., Vignieri, S.N., Hill, C.E., Hoang, A., Gibert, P., Beerli, P., and Travis, E.J. (2001). The Strength of Phenotypic Selection in Natural Populations. *Am. Nat.* 157, 245–261.

Kingsolver, J.G., Diamond, S.E., Siepielski, A.M., and Carlson, S.M. (2012). Synthetic analyses of phenotypic selection in natural populations: lessons, limitations and future directions. *Evol. Ecol.* 26, 1101–1118.

Knight, S.M., Bradley, D.W., Clark, R.G., Gow, E.A., Bélisle, M., Berzins, L.L., Blake, T., Bridge, E.S., Burke, L., Dawson, R.D., et al. (2018). Constructing and evaluating a continent-wide migratory songbird network across the annual cycle. *Ecol. Monogr.* 88, 445–460.

Koehn, L.E., Hard, J.J., Akst, E.P., and Boersma, P.D. (2016). Natural selection on morphology varies among years and by sex in Magellanic Penguins (*Spheniscus magellanicus*). *The Auk* 133, 783–805.

Kosicki, J.Z. (2012). Effect of weather conditions on nestling survival in the White Stork *Ciconia ciconia* population. *Ethol. Ecol. Evol.* 24, 140–148.

Lande, R., and Arnold, S.J. (1983). The Measurement of Selection on Correlated Characters. *Evolution* 37, 1210–1226.

LeClerc, J.E., Che, J.P.K., Swaddle, J.P., and Cristol, D.A. (2005). Reproductive Success and Developmental Stability of Eastern Bluebirds on Golf Courses: Evidence That Golf Courses Can Be Productive. *Wildl. Soc. Bull.* 1973-2006 33, 483–493.

Lenormand, T. (2002). Gene flow and the limits to natural selection. *Trends Ecol. Evol.* 17, 183–189.

Lessard, A., Bourret, A., Bélisle, M., Pelletier, F., and Garant, D. (2014). Individual and environmental determinants of reproductive success in male tree swallow (*Tachycineta bicolor*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 68, 733–742.

Lopez-Antia, A., Ortiz-Santaliestra, M.E., Mougeot, F., and Mateo, R. (2015). Imidacloprid-treated seed ingestion has lethal effect on adult partridges and reduces both breeding investment and offspring immunity. *Environ. Res.* 136, 97–107.

MacColl, A.D.C. (2011). The ecological causes of evolution. *Trends Ecol. Evol.* 26, 514–522.

Magrath, R.D. (1991). Nestling Weight and Juvenile Survival in the Blackbird, *Turdus merula*. *J. Anim. Ecol.* 60, 335–351.

- Mainwaring, M.C., Dickens, M., and Hartley, I.R. (2011). Sexual dimorphism and growth trade-offs in Blue Tit *Cyanistes caeruleus* nestlings. *Ibis* *153*, 175–179.
- Maness, T.J., and Anderson, D.J. (2013). Predictors of Juvenile Survival in Birds. *Ornithol. Monogr.* *78*, 1–55.
- Marsh, R.L. (1980). Development of Temperature Regulation in Nestling Tree Swallows. *The Condor* *82*, 461–463.
- McCarty, J.P. (2001). Variation in growth of nestling tree swallows across multiple temporal and spatial scales. *The Auk* *118*, 176–190.
- McCarty, J.P., and Winkler, D.W. (1999). Relative importance of environmental variables in determining the growth of nestling Tree Swallows *Tachycineta bicolor*. *Ibis* *141*, 286–296.
- McClure, H.E. (1938). Insect Aerial Populations. *Ann. Entomol. Soc. Am.* *31*, 504–513.
- McComb, W.C., and Noble, R.E. (1981). Microclimates of Nest Boxes and Natural Cavities in Bottomland Hardwoods. *J. Wildl. Manag.* *45*, 284–289.
- Michel, M.J., Chien, H., Beachum, C.E., Bennett, M.G., and Knouft, J.H. (2017). Climate change, hydrology, and fish morphology: predictions using phenotype-environment associations. *Clim. Change* *140*, 563–576.
- Michel, N.L., Smith, A.C., Clark, R.G., Morrissey, C.A., and Hobson, K.A. (2016). Differences in spatial synchrony and interspecific concordance inform guild-level population trends for aerial insectivorous birds. *Ecography* *39*, 774–786.
- Michelson, C.I., Clark, R.G., and Morrissey, C.A. (2018). Agricultural land cover does not affect the diet of Tree Swallows in wetland-dominated habitats. *The Condor* *120*, 751–764.
- Millet, A., Pelletier, F., Bélisle, M., and Garant, D. (2015). Patterns of Fluctuating Selection on Morphological and Reproductive Traits in Female Tree Swallow (*Tachycineta bicolor*). *Evol. Biol.* *42*, 349–358.
- Møller, A.P. (1989). Parasites, Predators and Nest Boxes: Facts and Artefacts in Nest Box Studies of Birds? *Oikos* *56*, 421–423.
- Montiel-León, J.M., Munoz, G., Vo Duy, S., Do, D.T., Vaudreuil, M.-A., Goeury, K., Guillemette, F., Amyot, M., and Sauvé, S. (2019). Widespread occurrence and spatial distribution of glyphosate, atrazine, and neonicotinoids pesticides in the St. Lawrence and tributary rivers. *Environ. Pollut.* *250*, 29–39.

- Morrison, K.W., Hipfner, J.M., Gjerdrum, C., and Green, D.J. (2009). Wing Length and Mass at Fledging Predict Local Juvenile Survival and Age at First Return in Tufted Puffins. *The Condor* *111*, 433–441.
- Morrissey, C.A., Mineau, P., Devries, J.H., Sanchez-Bayo, F., Liess, M., Cavallaro, M.C., and Liber, K. (2015). Neonicotinoid contamination of global surface waters and associated risk to aquatic invertebrates: A review. *Environ. Int.* *74*, 291–303.
- Murphy, M.T. (1985). Nestling Eastern Kingbird Growth: Effects of Initial Size and Ambient Temperature. *Ecology* *66*, 162–170.
- Naef-Daenzer, B., Widmer, F., and Nuber, M. (2001). Differential post-fledging survival of great and coal tits in relation to their condition and fledging date. *J. Anim. Ecol.* *70*, 730–738.
- Nebel, S., Mills, A., McCracken, J., and Taylor, P. (2010). Declines of Aerial Insectivores in North America Follow a Geographic Gradient. *Avian Conserv. Ecol.* *5*, 1.
- Nilsson, S.G. (1984). The Evolution of Nest-Site Selection among Hole-Nesting Birds: The Importance of Nest Predation and Competition. *Ornis Scand. Scand. J. Ornithol.* *15*, 167–175.
- Norris, K. (1993). Seasonal Variation in the Reproductive Success of Blue Tits: An Experimental Study. *J. Anim. Ecol.* *62*, 287–294.
- Nye, P.A. (1964). Heat loss in wet ducklings and chicks. *Ibis* *106*, 189–197.
- Phillips, P.C., and Arnold, S.J. (1989). Visualizing Multivariate Selection. *Evolution* *43*, 1209–1222.
- Pigeon, G., Baeta, R., Bélisle, M., Garant, D., and Pelletier, F. (2013). Effects of agricultural intensification and temperature on immune response to phytohemagglutinin in Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*). *Can. J. Zool.* *91*, 56–63.
- Porlier, M., Bélisle, M., and Garant, D. (2009). Non-random distribution of individual genetic diversity along an environmental gradient. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* *364*, 1543–1554.
- Price, T.D., Grant, P.R., Gibbs, H.L., and Boag, P.T. (1984). Recurrent patterns of natural selection in a population of Darwin's finches. *Nature* *309*, 787–789.
- Price, T.D., Qvarnström, A., and Irwin, D.E. (2003). The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* *270*, 1433–1440.

- Rahmstorf, S., and Coumou, D. (2011). Increase of extreme events in a warming world. *Proc. Natl. Acad. Sci.* *108*, 17905–17909.
- Rioux Paquette, S., Garant, D., Pelletier, F., and Bélisle, M. (2013). Seasonal patterns in Tree Swallow prey (Diptera) abundance are affected by agricultural intensification. *Ecol. Appl.* *23*, 122–133.
- Rioux Paquette, S., Pelletier, F., Garant, D., and Bélisle, M. (2014). Severe recent decrease of adult body mass in a declining insectivorous bird population. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* *281*, 20140649.
- Robinson, S.K., Thompson, F.R., Donovan, T.M., Whitehead, D.R., and Faaborg, J. (1995). Regional Forest Fragmentation and the Nesting Success of Migratory Birds. *Science* *267*, 1987–1990.
- Rodríguez, J., Avilés, J.M., and Parejo, D. (2011). The value of nestboxes in the conservation of Eurasian Rollers *Coracias garrulus* in southern Spain. *Ibis* *153*, 735–745.
- Robert-Coudert, Y., Cannell, B., and Kato, A. (2004). Temperature inside Nest Boxes of Little Penguins. *Wildl. Soc. Bull.* 1973-2006 *32*, 177–182.
- Ryder, T.B., Reitsma, R., Evans, B., and Marra, P.P. (2010). Quantifying avian nest survival along an urbanization gradient using citizen- and scientist-generated data. *Ecol. Appl.* *20*, 419–426.
- Salaberria, C., Celis, P., López-Rull, I., and Gil, D. (2014). Effects of temperature and nest heat exposure on nestling growth, dehydration and survival in a Mediterranean hole-nesting passerine. *Ibis* *156*, 265–275.
- Sandström, U. (1991). Enhanced predation rates on cavity bird nests at deciduous forest edges : an experimental study. *Ornis Fenn.* *68*, 93–98.
- Sauer, J.R., Link, W.A., Fallon, J.E., Pardieck, K.L., and Ziolkowski, D.J. (2013). The North American Breeding Bird Survey 1966–2011: Summary Analysis and Species Accounts. *North Am. Fauna* 1–32.
- Schluter, D. (2001). Ecology and the origin of species. *Trends Ecol. Evol.* *16*, 372–380.
- Schluter, D. (2009). Evidence for Ecological Speciation and Its Alternative. *Science* *323*, 737–741.

Sheldon, S., Kruuk L. E. B., and Merila J. (2007). Natural selection and inheritance of breeding time and clutch size in the collared flycatcher. *Evolution* 57, 406–420.

Shutler, D., Hussell, D., Norris, D., Winkler, D., Robertson, R., Bonier, F., Rendell, W., Bélisle, M., Clark, R., Dawson, R., et al. (2012). Spatiotemporal Patterns in Nest Box Occupancy by Tree Swallows Across North America. *Avian Conserv. Ecol.* 7, 3.

Siepielski, A.M., DiBattista, J.D., and Carlson, S.M. (2009). It's about time: the temporal dynamics of phenotypic selection in the wild. *Ecol. Lett.* 12, 1261–1276.

Siepielski, A.M., Gotanda, K.M., Morrissey, M.B., Diamond, S.E., DiBattista, J.D., and Carlson, S.M. (2013). The spatial patterns of directional phenotypic selection. *Ecol. Lett.* 16, 1382–1392.

Siepielski, A.M., Morrissey, M.B., Buoro, M., Carlson, S.M., Caruso, C.M., Clegg, S.M., Coulson, T., DiBattista, J., Gotanda, K.M., Francis, C.D., et al. (2017). Precipitation drives global variation in natural selection. *Science* 355, 959–962.

Slagsvold, T., Røskft, E., and Engen, S. (1986). Sex Ratio, Differential Cost of Rearing Young, and Differential Mortality between the Sexes during the Period of Parental Care: Fisher's Theory Applied to Birds. *Ornis Scand. Scand. J. Ornithol.* 17, 117–125.

Smith, A.C., Hudson, M.-A.R., Downes, C.M., and Francis, C.M. (2015). Change Points in the Population Trends of Aerial-Insectivorous Birds in North America: Synchronized in Time across Species and Regions. *PLOS ONE* 10, e0130768.

Stanton, R., Clark, R.G., and Morrissey, C.A. (2017). Intensive agriculture and insect prey availability influence oxidative status and return rates of an aerial insectivore. *Ecosphere* 8, e01746.

Stanton, R.L., Morrissey, C.A., and Clark, R.G. (2016). Tree Swallow (*Tachycineta bicolor*) foraging responses to agricultural land use and abundance of insect prey. *Can. J. Zool.* 94, 637–642.

Stanton, R.L., Morrissey, C.A., and Clark, R.G. (2018). Analysis of trends and agricultural drivers of farmland bird declines in North America: A review. *Agric. Ecosyst. Environ.* 254, 244–254.

Stapleton, M.K., Kleven, O., Lifjeld, J.T., and Robertson, R.J. (2007). Female tree swallows (*Tachycineta bicolor*) increase offspring heterozygosity through extrapair mating. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 61, 1725–1733.

Stockwell, C.A., Hendry, A.P., and Kinnison, M.T. (2003). Contemporary evolution meets conservation biology. *Trends Ecol. Evol.* *18*, 94–101.

Takagi, M. (2001). Some effects of inclement weather conditions on the survival and condition of bull-headed shrike nestlings. *Ecol. Res.* *16*, 55–63.

Teather, K.L., and Weatherhead, P.J. (1989). Sex-Specific Mortality in Nestling Great-Tailed Grackles. *Ecology* *70*, 1485–1493.

Thompson, D.J., Hassall, C., Lowe, C.D., and Watts, P.C. (2011). Field estimates of reproductive success in a model insect: behavioural surrogates are poor predictors of fitness. *Ecol. Lett.* *14*, 905–913.

Tinbergen, J.M., and Boerlijst, M.C. (1990). Nestling Weight and Survival in Individual Great Tits (*Parus major*). *J. Anim. Ecol.* *59*, 1113–1127.

Twining, C.W., Brenna, J.T., Lawrence, P., Shipley, J.R., Tollefson, T.N., and Winkler, D.W. (2016). Omega-3 long-chain polyunsaturated fatty acids support aerial insectivore performance more than food quantity. *Proc. Natl. Acad. Sci.* *113*, 10920–10925.

Twining, C.W., Shipley, J.R., and Winkler, D.W. (2018). Aquatic insects rich in omega-3 fatty acids drive breeding success in a widespread bird. *Ecol. Lett.* *21*, 1812–1820.

Wade, M.J., and Kalisz, S. (1989). The Additive Partitioning of Selection Gradients. *Evolution* *43*, 1567–1569.

Wells, J.C.K. (2000). Natural Selection and Sex Differences in Morbidity and Mortality in Early Life. *J. Theor. Biol.* *202*, 65–76.

Whittingham, L.A., Dunn, P.O., and Clotfelter, E.D. (2003). Parental allocation of food to nestling tree swallows: the influence of nestling behaviour, sex and paternity. *Anim. Behav.* *65*, 1203–1210.

Whittingham, L.A., Dunn, P.O., and Nooker, J.K. (2005). Maternal Influences on Brood Sex Ratios: An Experimental Study in Tree Swallows. *Proc. Biol. Sci.* *272*, 1775–1780.

Whittingham, L.A., Dunn, P.O., and Stapleton, M.K. (2006). Repeatability of extra-pair mating in tree swallows. *Mol. Ecol.* *15*, 841–849.

Whittingham, L.A., Dunn, P.O., and Lifjeld, J.T. (2007). Egg mass influences nestling quality in tree swallows, but there is no differential allocation in relation to laying order or sex. *The Condor* *109*, 585–594.

Wilder, S.M., Raubenheimer, D., and Simpson, S.J. (2016). Moving beyond body condition indices as an estimate of fitness in ecological and evolutionary studies. *Funct. Ecol.* *30*, 108–115.

Winkler, D.W., Luo, M.K., and Rakhimberdiev, E. (2013). Temperature effects on food supply and chick mortality in tree swallows (*Tachycineta bicolor*). *Oecologia* *173*, 129–138.

Wood, C.W., and Brodie, E.D. (2016). Evolutionary response when selection and genetic variation covary across environments. *Ecol. Lett.* *19*, 1189–1200.

